QL
441.4
S8E36
1904
INV. ZOOL.

Ekman, S. 1904 Cladoceren und freilebenden

Copepoden aus Ägypten und dem Sudan. In:
Jägerskiöld, A.L.K.E. (ed.). Results of the Swedish
zoological expedition to Egypt and the White Nile,
1901. 26:1-18, figs. 1-11.

SMITHSONIAN
LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00654 6246

LIBRARY - T. KINCAID
NO.

Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge.

Ein Beitrag

zur

Tiergeographie, Biologie und Systematik der arktischen, nord- und mittel-europäischen Arten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

mit Genehmigung der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion

der

weitberühmten philosophischen Fakultät zu Upsala

zur öffentlichen Beurteilung

vorgelegt von

Sven Ekman
Lic. Phil. Gotob.

Die Verteidigung wird am 13 Mai um 10 Uhr vormittags im zoologischen Hörsaal stattfinden.

NAUMBURG a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdruckerei).
1904.

QL
441.4
S8E36
1904
Invert.
Zool.

Dr. Joh. Thallwitz
Dresden.

Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge.

Ein Beitrag

zur

Tiergeographie, Biologie und Systematik der arktischen, nord- und mittel-europäischen Arten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

mit Genehmigung der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion

der

weitberühmten philosophischen Fakultät zu Upsala

zur öffentlichen Beurteilung

vorgelegt von

Sven Ekman
Lic. Phil. Gotob.

Die Verteidigung wird am Mai um 10 Uhr vormittags im zoologischen Hörsaal stattfinden.

NAUMBURG a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdruckerei).
1904.

SMITHSONIAN
SEP 27 1990
LIBRARIES

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 21. Abt. f. Syst. Heft 1, 1904.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge.

Ein Beitrag zur Tiergeographie, Biologie und Systematik der arktischen, nord- und mittel-europäischen Arten.

Von

Sven Ekman in Upsala (Schweden).

Mit Taf. 1–2 und 12 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 2

Kap. 1. Die Untersuchungsgebiete und ihre allgemeinen Naturverhältnisse 4
1. Die untersuchten Hochgebirgsgegenden 4
2. Die äußern Bedingungen der verschiedenen Hochgebirgsregionen 5
Die Birkenregion 7
Die Grauweidenregion 9
Die Flechtenregion 10
3. Das zusammengebrachte Material 12

Kap. 2. Die Zusammensetzung der Fauna 13
1. Besprechungen der einzelnen Arten 14
2. Gruppierung der Arten und Formen nach ihrem lokalen Auftreten 43

Kap. 3. Tiergeographische Erörterungen 47
1. Faunistisch-tiergeographische Vergleichungen mit andern Gebieten 47

Seite

A. Vergleich mit dem südlichen Schweden 47
B. „ „ den mittel-europäischen Hochgebirgen 50
C. „ „ andern arktischen Gebieten 55
2. Umgrenzung und Einteilung einer boreo-subglacialen Region 64
3. Über die postglaciale Herkunft und die biologisch-tiergeographische Zusammensetzung der hier behandelten Fauna Nord- und Mittel-Europas 72

Kap. 4. Biologische Untersuchungen 81
1. Die Fortpflanzungscyclen der Cladoceren 81
A. Frühere Untersuchungen 81
B. Die nord-schwedischen Hochgebirgscladoceren . . . 83
a) *Polyphemus pediculus* 83
b) *Bythotrephes longimanus* 85
c) Die übrigen Cladoceren 86
C. Vergleich mit den südlichen Kolonien derselben Arten 88
2. Die Fortpflanzung und der Lebensverlauf der verschiedenen Generationen bei den Copepoden . . 95
A. Besprechung der einzelnen Arten 95
B. Vergleich mit den südlichen Kolonien derselben Arten 101
3. Das Auftreten der eulimnetischen Arten 108
4. Die Lebensweise der Phyllopoden 118
5. Die Variation 120

Kap. 5. Biologische oder systematische Untersuchungen über einzelne Arten 122
1. Die Daphnien mit Pigmentfleck und ohne Nebenkamm. Die phylogenetische Verwandtschaft, die Systematik und der lokale Ursprung der europäischen Formen 122
2. *Polyphemus pediculus.* Seine nordische Herkunft . . 1[illegible]
3. *Bythotrephes longimanus.* Die Phylogenie des Auges, die gegenseitige Stellung der verschiedenen Formen und die nordische Herkunft der Art 138

Kap. 6. Die Nachwirkungen der Eiszeit auf die gegenwärtige Fauna Nord- und Mittel-Europas 153

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 158

Verzeichnis der citierten Literatur 162

Erklärung der Abbildungen 169

Einleitung.

Das Ziel der Untersuchungen über die Entomostrakenfauna der nord-schwedischen Hochgebirge, über welche ich im folgenden be-

richten werde, war zunächst eine genaue Feststellung der Zusammensetzung dieses Teiles der arktischen Entomostrakenfauna. Je mehr ich aber mit derselben vertraut wurde, desto mehr traten andere Fragen in den Vordergrund. An die faunistischen Befunde knüpfte sich ein allgemeiner tiergeographischer Überblick der betreffenden Fauna der arktischen Gegenden und des nördlichen und mittlern Europas. In biologischer Hinsicht zeigten sich erhebliche Abweichungen von den uns zuvor bekannten Verhältnissen, und immer lebhafter wurde der Gedanke, es möchte möglich sein, durch ein genaues Studium der Biologie der arktischen Entomostraken zu einem vollern Verständnis der uns in Mitteleuropa entgegentretenden biologischen Eigentümlichkeiten der Tiere zu gelangen, insbesondere weil auch hier früher arktische Lebensbedingungen geherrscht haben. Auch ergaben sich durch Kombination tiergeographischer, biologischer und anatomischer Untersuchungen in einigen Fällen interessante systematische Resultate.

Was besonders unsere skandinavischen Hochgebirge betrifft, sind sie nur wenig untersucht worden. Bei Lilljeborg [45][1]) und Sars [72, 73, 74, 77, 78] finden sich freilich vereinzelte Angaben über die vertikale Verbreitung einiger Arten, aber eine eingehendere, besonders die Biologie berücksichtigende Untersuchung ist noch nicht vorgenommen worden.

Ursprünglich beabsichtigte ich, alle freilebenden Entomostraken in die Untersuchung hineinzuziehen. Um aber die Publikation nicht zu sehr zu verzögern, mußte ich mich entschließen, die Ostracoden beiseite zu lassen und nur die Phyllopoden, Cladoceren und Copepoden zu behandeln.

In den nord-schwedischen Hochgebirgen habe ich vier Sommer zugebracht, nämlich 1899, 1900, 1901 und 1903. Es wurde mir das ermöglicht durch pekuniäre Unterstützung seitens der K. Universität zu Upsala, der K. Akademie der Wissenschaften zu Stockholm und der Naturwissenschaftlichen Studentengesellschaft zu Upsala sowie einiger für die Naturwissenschaften sich interessierenden Herren, denen ich hiermit meinen herzlichsten Dank ausspreche. In erster Linie fühle ich mich zu Dank verpflichtet dem Privatdocenten an der Universität zu Stockholm, Herrn Dr. Axel Hamberg, mit welchem ich die Sommer 1901 und 1903 in den Sarekgebirgen zubrachte und

1) Die in eckigen Klammern eingeschlossenen Zahlen weisen auf die Nummer im Literaturverzeichnis am Ende der Abhandlung hin.

welcher meine Untersuchungen in ausgedehntestem Maße förderte. Gleichen Dank schulde ich den Herren WILHELM BÜNZOW, Stockholm, AUGUST RÖHSS, Gotenburg, HJALMAR WIJK, Gotenburg, und AXEL HIRSCH, Stockholm.

Bei der Bearbeitung des Materials bin ich von folgenden Herren mehrfach unterstützt worden, wofür ich ihnen meinen besten Dank ausspreche. Herr Prof. Dr. T. TULLBERG, Upsala, gestattete mir Zutritt zu den von Prof. Dr. W. LILLJEBORG zusammengebrachten reichen Sammlungen von Entomostraken des hiesigen Zoologischen Museums und erleichterte auch in anderer Weise meine Arbeit. Herr Prof. Dr. W. LILLJEBORG, Upsala, hat mir wertvolle Ratschläge gegeben. Herrn Privatdocent Dr. R. SERNANDER, Upsala, verdanke ich pflanzengeographische Angaben und Herrn Dr. V. BREHM, Elbogen, Böhmen, Vergleichsmaterial aus einigen Tiroler Seen. Von Herrn Privatdocent Dr. K. B. WIKLUND, Upsala, erhielt ich Angaben über die Orthographie der lappischen Ortsnamen, worin die Karten sehr fehlerhaft sind.

Upsala, März 1904.

SVEN EKMAN.

Kapitel 1.

Die Untersuchungsgebiete und ihre allgemeinen Naturverhältnisse.

1. Die untersuchten Hochgebirgsgegenden.

Die von mir untersuchten Hochgebirge verteilen sich auf drei Gebiete. Das südlichste von ihnen, das sich um 64° 42′ n. Br. herum erstreckt, liegt im nördlichen Teile des Kirchspieles Frostviken in der Provinz Jämtland. Das mittlere ist in Lappland und zwar in der Lule-Lappmark zwischen 67° 3′ und 67° 32′ n. Br. gelegen und wird von den hohen und wilden Sarekgebirgen eingenommen. Das nördlichste Gebiet endlich liegt in der Torne-Lappmark um 68° 20′ n. Br. herum, südlich und westlich vom Westende des großen Sees Torne Träsk. Auch außerhalb dieser drei Gebiete machte ich einige wenige Sammlungen, z. B. im See Teusajaure im nördlichsten Teile der Lule-Lappmark.

In den Hochgebirgen kann man in vertikaler Folge drei Regionen unterscheiden, welche ich im folgenden näher besprechen werde: zu unterst die Birkenregion, dann die Grauweidenregion und zu

oberst die Flechtenregion. Besonders in den beiden letztgenannten sind die Tiere arktischen Existenzbedingungen ausgesetzt. Die drei Regionen sind auf die untersuchten Hochgebirgsgegenden etwas verschiedenartig verteilt.

Die wenigst arktischen Naturverhältnisse bot Frostviken dar. Nur wenige Gipfel erheben sich dort über 1000 m, und der höchste, Silkentjahke, nicht mehr als 1314 m. Meine Untersuchungen beschränkten sich daher fast ausschließlich auf die Birken- und Grauweidenregion, wozu ich einige Seen und Kleingewässer in der unterhalb der Birkenregion gelegenen Nadelwaldregion besuchte. Nur eine einzige Wasseransammlung konnte ich in der Flechtenregion finden, einen Weiher dicht unter dem Gipfel des Silkentjahke.

Die Gebirge in der Torne-Lappmark sind höher, auch liegen in diesen hohen Breiten die Regionengrenzen etwas niedriger als in Frostviken. Ich hatte hier bessere Gelegenheit alle drei Regionen zu untersuchen, jedoch waren auch hier nicht viele Gewässer in der Flechtenregion zu finden.

Die reichste Gelegenheit zu einer gründlichen Erforschung aller drei Regionen bot sich in den Sarekgebirgen, der ausgeprägtesten nord-skandinavischen Hochgebirgsgegend. In diesem etwa 2000 qkm großen Gebiete erreichen über 20 Gipfel eine Höhe von 1900 m oder darüber, und der höchste von ihnen, Sarektjåkko, nach welchem die ganze Gegend benannt worden ist, erhebt sich bis zu 2090 m. Zwischen den Gipfeln und Kämmen finden sich gegen 100 Gletscher. Große Gebiete gehören zur Flechtenregion, wovon vielleicht der größte Teil unter ewigem Schnee und Eis verborgen bleibt. Zur Grauweidenregion gehören ebenfalls ausgedehnte Strecken, meistens auch die Täler, und nur die tiefsten von ihnen und das östliche Grenzgebiet liegen innerhalb der Birkenregion. Mit Ausnahme eines Teiles der westlichen Grenzgebirge habe ich die ganze Gegend durchstreift und dabei etwa 100 Gewässer untersucht. Meine meisten Proben aus den beiden obersten Regionen stammen aus dieser Gegend.

2. Die äußern Bedingungen der verschiedenen Hochgebirgsregionen.

Wenn wir in Skandinavien von Hochgebirgen in eigentlichem Sinne, „Fjällen“, sprechen, so meinen wir damit diejenigen Gebirgsregionen, die sich oberhalb der Nadelwälder ausbreiten. Sie werden nach dem Vorgange des schwedischen Botanikers G. Wahlenberg

in drei pflanzengeographische Regionen eingeteilt, und da diese Einteilung auch betreffs der Entomostraken sich als eine sehr natürliche erwiesen hat, mag sie als Basis für die folgende faunistisch-tiergeographische Darstellung dienen. Die drei Regionen sind: zu unterst die Birkenregion (regio subalpina WAHLENBERG), wo die Birke (Betula odorata) Wälder oder größere oder kleinere Bestände bildet, darüber die Grauweidenregion (regio alpina inferior WAHLENBERG), wo die Grauweiden (Salix lapponum, lanata und glauca) nebst einer niedrigen Varietät des Wachholders (Juniperus communis var. nana) und der Zwergbirke (Betula nana) die größten Holzpflanzen sind und bestandbildend auftreten. Die höher gelegenen Gegenden bis zu den höchsten Gipfeln hinauf werden als Flechtenregion (regio alpina superior WAHLENBERG) zusammengefaßt.

Auf diese drei Regionen habe ich meine Nachforschungen im großen und ganzen beschränkt, und außerhalb derselben, d. h. in der Nadelwaldregion, nur wenige Gewässer untersucht. Zur Birkenregion ziehe ich indes auch einige Seen, die auf der Grenze zwischen der Nadelwald- und Birkenregion oder teils in dieser, teils in jener liegen.[1]) Solche Seen sind: der Torne-Träsk in der Torne-Lappmark, der Laitaure im östlichen Grenzgebiete der Sarekgebirge und der Stora Väktarsjön (große Väktar-See) und Jeriken in Frostviken. Die eigentliche Nadelwaldregion werde ich im folgenden nur für einzelne interessante Fälle besprechen.

Um eine Vorstellung von den äußern Bedingungen zu geben, unter welchen die Süßwasserfauna in den Hochgebirgen ihr Leben fristet, will ich die klimatischen und allgemein limnologischen Naturverhältnisse in den drei Hochgebirgsregionen der von mir untersuchten Gegenden kurz skizzieren. Ich stütze mich dabei auf eigene Beobachtungen und auf Angaben von in den betreffenden Gegenden wohnenden Personen. Dies letztere gilt namentlich für die Daten über das Zufrieren der Wasseransammlungen, das ich nicht in der Lage war selbst beobachten zu können, über das ich aber Angaben von den Ingenieuren der in ihren nördlichen Teilen kürzlich fertig gebauten Eisenbahn Luleå-Narvik erhalten habe. Wissenschaftliche hydrographische Untersuchungen sind in den schwedischen Hochgebirgsregionen leider bisher nicht ausgeführt worden.

---

1) Dies ist dadurch möglich, daß die Vegetationsgrenzen nicht genau horizontal sind, sondern sich gegen Westen senken, oder daß sie am Südabhang der Gebirge höher liegen als am Nordabhang.

Die Birkenregion. Diese, die von nur etwa 80—180 m vertikaler Ausbreitung ist, hat ihre untere Grenze in etwa 350—600 m Höhe, ihre obere, die Baumgrenze, in etwa 530—700 m Höhe. Der Frühling tritt hier im allgemeinen in der Mitte oder der spätern Hälfte des Juni ein. In dieser Zeit entwickeln sich die Blätter der Birke. Bisweilen geschieht dies jedoch erst viel später und kann sich in der Baumgrenze bis Mitte Juli verzögern. Die Seen werden selten vor Mitte Juni eisfrei, gewöhnlich erst gegen Ende des Monats. Natürlich spielen indes lokale Verhältnisse und jährliche Schwankungen hierbei eine große Rolle. Der große See Torne-Träsk z. B. wird, wenn der Frühling spät eintritt, erst Anfang Juli eisfrei, und dies ist für manche Seen in der Baumgrenze das Gewöhnliche. Innerhalb noch weiterer Grenzen schwankt die Zufrierungszeit im Herbste. Die seichtern Seen bekommen am frühesten ihre Eisdecke, gewöhnlich gegen Ende September oder Anfang Oktober, große und tiefe Seen dagegen erst im November. Die kleinen und mittelgroßen Seen der Region sind also von der winterlichen Eisdecke etwa $3^1/_4$ bis 4 Monate befreit, die größten und tiefsten bis zu 5 Monaten. Als Beispiel will ich den See Vassijaure in der Torne-Lappmark anführen, für den ich genaue Angaben [1]) über die Eisverhältnisse während der Jahre 1898—1900 erhalten habe. Der See liegt in einer Meereshöhe von 472 m im obern Teile der Region. Sein Flächeninhalt beträgt etwa 7 qkm. Er ist ziemlich seicht.

Die Eisverhältnisse des Sees Vassijaure in der Torne Lappmark.

Jahr.	Datum des Auffrierens.	Datum des Zufrierens.	Eisfreie Zeit.
1898	5. Juli	22. Oktober	109 Tage
1899	10. „	20. „	102 „
1900	4. „	12.—19. „	100—105 „

Der Mittelwert für die Dauer der eisfreien Zeit beträgt also für die drei Jahre 104 Tage und für die Dauer des Eisabschlusses 261 Tage. [2])

1) Von Herrn Ingenieur Å. Tydén geliefert.

2) Zum Vergleich mögen einige Data für die subalpine Nadelwaldregion angeführt werden. Aus den Untersuchungen von Hildebrandson, Rundlund und Cronvall [11, 37, 38] geht hervor, daß die großen lappländischen Seen dieser Region gewöhnlich in der erstern Hälfte oder der Mitte Juni auftauen, um Ende Oktober bis Ende November wieder zuzufrieren. Der Mittelwert der eisfreien Zeit beträgt 130—166 Tage.

Kleinere Wasseransammlungen, wie Teiche, Weiher und Sümpfe, sind während einer etwas kürzern Zeit als die Seen eisfrei. Das Auffrieren dürfte innerhalb derselben zeitlichen Grenzen schwanken, die für die Seen angegeben sind. Am frühesten werden kleine, flache Sümpfe mit flachen Umgebungen eisfrei, am spätesten Weiher und Teiche, die in markierten Vertiefungen des Bodens, z. B. zwischen Moränenhügeln, gelegen sind, wo sich während des Winters ansehnliche Schneemassen anhäufen, die erst spät wegschmelzen. Das Zufrieren geschieht gewöhnlich Ende September. Die eisfreie Zeit dieser Gewässer beträgt somit 3—$3^1/_2$ Monate.

Die Dicke der Eisschicht kann sehr beträchtlich sein. Aus Seen der Baumgrenze und der Grauweidenregion hat man Eisblöcke von gegen 2 m Dicke entnommen.

Die Temperatur der eigentlichen Seen kann als eine niedere bezeichnet werden. Systematisch ausgeführte Untersuchungen habe ich darüber im allgemeinen nicht angestellt, kann aber die durchschnittliche Oberflächentemperatur der seichtern Seen ziemlich sicher auf etwa + 10 –12° C ansetzen für eine Zeit, wo sie ihr Mittelmaximum erreicht hat. Als Beispiel wähle ich den gegen 20 m tiefen See Abiskojaure in der Torne-Lappmark, dessen Temperatur Mitte Juli in einer Regenperiode + 8,3° C, Mitte August nach einigen warmen und klaren Tagen + 11° C betrug. An den Ufern teichartiger Seen habe ich jedoch unter günstigen Verhältnissen das Wasser bis zu + 18,8° C erwärmt gefunden. Zu diesen Seen stand der grosse und tiefe See Torne-Träsk, der jedoch im untern Teile der Region und teilweise in der Nadelwaldregion liegt, während des kalten Sommers 1900 in scharfem Gegensatz. Einige Messungen, die ich am 25. Juli, 4 Wochen nach dem Auffrieren, mit dem Umkehrthermometer von NEGRETTI u. ZAMBRA ausführte, gaben folgende Resultate:

Temperaturmessungen im westlichen Teile des Torne-Träsk 25. Juli 1900.

Tiefe in m	0	5	10	20	30	40	50	60	70	85
Temperatur in ° C.	+ 3,1	+ 3,1	+ 3,1	+ 3,1	+ 3,1	+ 3,2	+ 3,2	+ 3,2	+ 3,3	+ 3,3

Das Oberflächenwasser hatte somit noch nicht die Temperatur der untern Wasserschichten erreicht, und keine der untersuchten Schichten hatte die Temperatur des Dichtigkeitsmaximums erreicht (+ 4° C. für Süßwasser). Der See zeigte also dasselbe Verhalten wie die von FOREL [18] als „polar“ bezeichneten Seen. Jedoch wurde wohl das

Wasser später mehr erwärmt, und im Jahre 1903 Mitte Juli, einen Monat nach dem Eisbruche, war das Oberflächenwasser auf + 9° C erwärmt, wie mir Herr cand. phil. O. Sjögren gütigst mitgeteilt hat. Der See kann also nicht zu den polaren gezählt werden.[1])

Teiche und Sümpfe werden um einige Grade mehr erwärmt, ich habe in ihnen an sonnigen Tagen bis über 20° C gemessen. Ihre Temperatur schwankt jedoch mit der Lufttemperatur innerhalb weiter Grenzen und sinkt nach andauerndem Regen auch während der wärmsten Jahreszeit (Anfang August) oft bis auf + 7° herunter. Ein Mittelwert von + 12—16° C dürfte der Wahrheit am nächsten kommen.

Die Grauweidenregion. Sie hat eine vertikale Ausbreitung von etwa 300 m, und ihre obere Grenze kann in der Torne-Lappmark und den Sarekgebirgen auf 950—1000 m Höhe angesetzt werden. Der größern vertikalen Ausdehnung entsprechend sind die klimatischen Verhältnisse variabler als in der Birkenregion.

Für die niedrigsten Gegenden der Region gelten die für die Baumgrenze oben angeführten Data über den Eisabschluß, d. h. die Seen werden Ende Juni oder Anfang Juli eisfrei und frieren im Oktober wieder zu. Für die Seen der obern Grenze der Region gestaltet sich die Sache anders. Sie werden gewöhnlich erst Mitte, oft erst Ende Juli eisfrei, und nur unter sehr günstigen Verhältnissen geschieht dies schon im Anfange des Monats. Betreffs des Zufrierens habe ich zuverlässige Angaben nur für einen See erhalten, den Katraksee in der Torne-Lappmark, der in einer Meereshöhe von 776 m im obern Teil der Region liegt. Er bekam 1898 bis 1900 seine Eisdecke Ende September oder Anfang Oktober und wurde Ende Juli eisfrei. Die Seen des untern Teiles der Region sind somit während etwa $3^1/_2$ Monate mit eisfreiem Wasser versehen, die des obersten Teiles nur während 2—$2^3/_4$ Monate.

Die kleinern Gewässer werden in der Regel etwas früher von der Eisdecke frei, im untern Teile der Region oft schon gegen Ende Juni, was namentlich von den Sümpfen gilt, im allgemeinen jedoch Anfang Juli. Das Eisschmelzen ist indes von lokalen Umständen sehr abhängig. In den mittlern und obern Teilen der Region sind

1) Zum Vergleich mag die von Ahlenius [1] und Wahlberg [100] gemessene Temperatur in den großen lappländischen Seen der obern Nadelwaldregion angeführt werden. An der Oberfläche schwankte sie während der wärmsten Jahreszeit zwischen + 8° und + 17° und betrug in den meisten Fällen + 13—14° C.

die Weiher bisweilen bis Ende Juli mit Eis versehen, in vereinzelten Fällen sogar noch Anfang August. Das Zufrieren findet früher als in den Seen statt und zwar ziemlich gleichzeitig und unabhängig von lokalen Einflüssen. Es dürfte unter normalen Verhältnissen nicht später als Ende September geschehen. Die Dauer der eisfreien Zeit kann also im untern Teile der Region bis auf wenigstens 3 Monate sich ausdehnen, im obern Teile dagegen beträgt sie nur 2—$2^1/_2$ Monate.

Obgleich die Seen dieser Region, wenn sie nicht auf flachen Ebenen liegen, von Schmelzwasser den ganzen Sommer hindurch gespeist werden, kann ihre Oberflächentemperatur bei sonnigem Wetter bis auf + 14—15° C steigen, dürfte sich jedoch im allgemeinen auf etwa + 10° C halten. Diese im Vergleich mit den Seen der Birkenregion ziemlich hohe Temperatur ist sicher daraus zu erklären, daß die Seen der Grauweidenregion gewöhnlich sehr seicht sind, weshalb sie vielleicht eher als Teiche zu bezeichnen wären. Die von Gletscherflüssen durchströmten kleinern Seen haben natürlich eine niedrigere Temperatur.

Die Kleingewässer besitzen oft eine ziemlich hohe Temperatur. Da sie aber von der Lufttemperatur sehr abhängig ist, kann sie auch leicht heruntersinken. Während der wärmsten Jahreszeit, die ich hier wie in den vorigen Angaben ausschließlich berücksichtige, schwankt sie, abgesehen von extraordinären Verhältnissen wie Schneefall u. dgl., zwischen + 8° und 20° C, und solche Differenzen können sich in einer und derselben Wasseransammlung finden.

Die Flechtenregion. Sie bietet völlig hocharktische Verhältnisse dar, und nur in ihren untern Teilen können stagnierende Wasseransammlungen entstehen. In ihren obern Teilen werden die Einsenkungen des Bodens von niemals schmelzenden Eis- und Schneemassen eingenommen. Höher als etwa 1350 m habe ich keine Gewässer gefunden. Immer werden die Seen und größern Weiher von ewigem Schnee umgeben und von seinem Schmelzwasser gespeist, nur die kleinsten Weiher und Tümpel, die ein sehr beschränktes Zuflußgebiet besitzen oder ganz zuflußlos sind, werden während einer kurzen Zeit von Schmelzwasser nicht abgekühlt.

Das Auffrieren findet sehr spät statt. Als Beispiele will ich einige Seen anführen, die, wie alle Seen dieser Region, klein sind, keiner größer als 1 qkm. Im kleinen See Tjäurajauratj und einem kleinen See im Tale Jieknavagge, beide in den südlichen Sarekgebirgen und dem untersten Teil der Region gelegen, zerschmolz

das Eis im Jahre 1901, dessen Sommer ungewöhnlich früh eintrat, in der ersten Hälfte des Juli, 1903 dagegen, wo der Sommer mehr normal war, erst zu Ende desselben Monats. Von den Seen Somasreppejaure und Latnjajaure in der Torne-Lappmark, ebenfalls im untersten Teil der Region gelegen, war der erstere am 26. Juli 1900 zum größten Teil mit festem Eise bedeckt, und noch am 12. August war er mit schwimmenden Eisblöcken versehen. Der letztere der Seen war am 5. August nur am Abfluß offen, und noch am 14. August schwammen Eisblöcke auf seiner Oberfläche. Die beiden Seen oberer und unterer Tjuonajaure dagegen, ebenfalls in der Torne-Lappmark und auf der Grenze gegen die Grauweidenregion gelegen, waren schon am 8. August seit einiger Zeit eisfrei, was zweifelsohne darauf beruht, daß sie eine offene Lage haben und deshalb nicht so viel Schnee während des Winters ansammeln. Als Beispiele für die am meisten arktischen Seen mögen drei kleine Seen auf der Hochebene Luotto in den Sarekgebirgen dienen, die eine durchschnittliche Höhe von 1300 m besitzen. Ich sah sie niemals ohne völlig winterliche Eisdecke, denn am 27. Juli 1903, als ich sie zuletzt besuchte, waren sie noch mit uferfestem, gegen 2 m dickem und kompaktem Eise versehen. Nur in ungewöhnlich warmen Sommern dürften sie eisfrei werden. Das Zufrieren geschieht in solchen Seen sicher nicht später als Mitte September, denn zu dieser Zeit, wenn nicht früher, tritt der Winter in dieser Höhe ein, und neugefallener Schnee schmilzt nicht vor dem nächsten Sommer. Die Seen der Flechtenregion bieten also ebenso arktische Lebensbedingungen dar wie die von Greely [23] untersuchten Seen auf Grinell-Land bei 82° n. Br., welche Mitte Juli eisfrei wurden und während etwa $1^1/_2$ Monaten offnes Wasser hatten.

Kleine Weiher und Tümpel frieren oft etwas früher auf, bei sehr günstigen lokalen und jahreszeitlichen Verhältnissen schon Ende Juni, was indes nur von den untersten Teilen der Region gilt. Manche kleinern Gewässer sind jedoch in dieser Hinsicht den Seen ähnlich, ich traf sogar im ungewöhnlich warmen und früh eintretenden Sommer 1901 gleich oberhalb der Grauweidenregion einen kleinen Weiher, der erst Anfang September seine Eisdecke gebrochen hatte und unter gewöhnlichen Sommern dies sicher niemals tut. Auch habe ich in größerer Meereshöhe ähnliches gefunden.

Was die Temperatur betrifft, so muß sie natürlich in den genannten Seen auf Luotto immer sehr niedrig sein. Zwischen großen Feldern von ewigem Schnee eingebettet und mit einer kaum

schmelzenden Eisdecke belegt, dürften diese Gewässer ihr Wasser auf + 4° C nicht erwärmen können. Sie gehören somit zu FOREL's „polaren Seen" [18]. Die untern kleinen und seichten Seen der Region dagegen können im August eine verhältnismäßig hohe Temperatur bekommen, und nach andauerndem warmem Wetter habe ich bis zu + 12° C an der Oberfläche an den Ufern gemessen. Bei schlechtem Wetter sinkt sie aber bis auf + 7° herunter. Die Tümpel werden natürlich höher erwärmt, und sogar auf der eben genannten kalten Hochebene Luotto maß ich einmal + 17,5° C. Daselbst fanden sich aber zur selben Zeit während der Nacht dünne Eisschollen auf fließendem Schmelzwasser, und dennoch war der vorhergehende Tag ungewöhnlich warm gewesen. Die kleinen Gewässer sind somit sehr bedeutenden Temperaturschwankungen ausgesetzt.

* * *

Den Gewässern milderer Gegenden gegenüber zeichnen sich alle Hochgebirgsgewässer, abgesehen von der Temperatur, durch ein gemeinsames Merkmal aus, nämlich die Abwesenheit üppigerer Pflanzenbestände, worin indes auch die Seen der obern Nadelwaldregion mit ihnen übereinstimmen. Nur in schlammreichen Teichen oder an sehr vereinzelten, geschützten Stellen der eigentlichen Seen kann man eine Ufervegetation von ziemlich dichten Beständen von Carex aquatilis und einigen andern weniger hervortretenden Wasserpflanzen finden, ein schwacher Ersatz für die großen Uferpflanzenbestände südlicherer Seen. Von der mittlern Grauweidenregion an aufwärts entbehren die Gewässer auch dieses Schmuckes, sie liegen in steriles Geröll eingebettet, wofern nicht die Tundra ihren Rasen bis ans Wasser hinabsendet. Jedoch finden sich auch in den allerhöchsten Seen Moose auf den Steinen unterhalb der Wasseroberfläche, in welchen verschiedene Tierchen ihre Nahrung suchen. Mit der Mikroflora habe ich mich leider noch nicht bekannt gemacht.

* * *

3. Das zusammengebrachte Material.

Die Untersuchungen in der Natur sind so ausgeführt, daß ich mit einem Seidegazenetz, welches am Ende eines 2 m langen Stockes befestigt war, Fangzüge vom Ufer aus in der betreffenden Wasseransammlung machte. Nur auf einigen Seen, wo sich Boote fanden, konnte ich von solchen aus meine Fangzüge machen. Das Fischen vom Ufer aus ist indessen mit keinem Nachteil verbunden, denn,

wie wir im folgenden sehen werden, kommen in den Hochgebirgen die limnetischen Arten in reichlicher Menge auch an den Ufern vor. Wenn möglich besuchte ich dieselbe Lokalität zwei oder mehr Male. Immer machte ich sogleich an der Fangstelle Aufzeichnungen über die Naturverhältnisse des Gewässers, wie Lage, Größe, Tiefe (wo diese zu ermitteln war), Pflanzenleben, Zu- und Abflußverhältnisse, Temperatur usw.

Im ganzen habe ich mir 298 Fangproben aus 180 Wasseransammlungen verschafft. Von diesen letztern gehören 48 der Birkenregion, 89 der Grauweidenregion und 43 der Flechtenregion an. Die Proben aus der Nadelwaldregion sind also hier nicht mitgerechnet.

Kapitel 2.

Die Zusammensetzung der Fauna.

Im ganzen habe ich in den Hochgebirgsregionen von den hier zu besprechenden Entomostraken 49 Arten und außerdem einige Varietäten gefunden. Von ihnen gehören 3 zu den Phyllopoden, 29 zu den Cladoceren und 17 zu den Copepoden. Für die Wissenschaft neu sind folgende Formen: *Daphnia longispina var. frigidolimnetica* und *var. intermedia*, *Canthocamptus schmeili var. lapponica*. Neben diesen sind folgende Formen zuvor nicht in Schweden gefunden: *Branchinecta paludosa*, *Daphnia longispina var. abbreviata* und *f. microcephala*, *Bosmina obtusirostris var. nitida*, *Acroperus harpae var. frigida*, *Canthocamptus cuspidatus* und *Diaptomus laciniatus*.

Bevor ich auf die Verteilung der Arten in faunistische Gruppen näher eingehe, will ich zuerst jede Art kurz für sich behandeln. Außer systematischen Bemerkungen, wo solche nötig sind, gebe ich dabei kurze Notizen über das Vorkommen in verschiedenartigen Gewässern und über die vertikale Verbreitung. Nur in interessantern Fällen, d. h. für im übrigen Europa nicht weit verbreitete Arten oder Formen, wird auch die übrige Verbreitung berücksichtigt. Rein biologische Besonderheiten werden hier nicht besprochen.

Die Angaben über das Vorkommen der einzelnen Arten sind S. 41—42 tabellarisch zusammengefaßt.

1. Besprechungen der einzelnen Arten.

Phyllopoda.

Fam. *Polyartemiidae.*

1. ***Polyartemia forcipata*** Fischer.

Diese den arktischen Gebieten der alten Welt angehörige Art, die in Schweden zuvor nur aus Karesuando im nördlichsten Lappland bekannt war (siehe Lilljeborg [41]), kommt, wie ich schon in anderm Zusammenhange mitgeteilt habe [15], in unsern Hochgebirgen ziemlich gemein vor und zwar in allen drei untersuchten Gegenden. Sie lebt in kleinen und seichten Gewässern, nur selten kommt sie am Ufer der Seen vor. Am häufigsten tritt sie in der Birken- und Grauweidenregion auf, die Flechtenregion bewohnt sie nur in den untersten Teilen.

Fam. *Branchipodidae.*

2. ***Branchinecta paludosa*** (O. F. Müller).

Diese ebenfalls arktische Phyllopode war in Skandinavien bisher nur aus Norwegen bekannt, wo sie teils im Norden [41, 78], teils in den Hochgebirgen von Dovre [78] gefunden wurde. Lilljeborg vermutete daher, daß sie auch in den zwischenliegenden Hochgebirgen des nördlichen Schweden vorkomme, und das hat sich nun bestätigt. Ich habe sie in der Flechten- und Grauweidenregion der Torne-Lappmark und der Sarekgebirge ziemlich spärlich gefunden, immer in kleinen Gewässern.

Fam. *Apodidae.*

3. ***Lepidurus arcticus*** (Pallas).

Syn.: *Lepidurus* (*Apus*) *glacialis* autorum. Wie aber Sars [79] gezeigt hat, ist die Kröyer'sche Art *glacialis* mit der ältern von Pallas aufgestellten Art *arcticus* identisch.

Auch diese Art ist völlig arktisch. Aus Skandinavien ist sie zuvor nur aus den höchsten Gebirgen des südlichen Norwegen [78] und aus der Umgebung des Sulitälma in Schwedisch-Lappland [41]

bekannt. Ich habe das Tier nur 5mal gefunden, und zwar immer in Seen. Von diesen sind zwei in der Torne-Lappmark gelegen nämlich der Abiskojaure in der Birkenregion und der unterste Kårsajauratj in der Grauweidenregion. Die übrigen drei liegen in den Sarekgebirgen: der Tjäurajauratj in den Pårtegebirgen, der Suorkejaure nördlich vom See Laitaure, beide im untersten Teile der Flechtenregion, und ein sehr kalter See auf der Hochebene Luotto.

Cladocera.

Fam. *Sididae.*

4. ***Sida crystallina*** (O. F. Müller).

Sie kommt in der Birkenregion einigermaßen gemein, in der Grauweidenregion aber nur ausnahmsweise vor, am häufigsten in den Seen, aber auch in kleinen Teichen.

Fam. *Holopediidae.*

5. ***Holopedium gibberum*** Zaddach.

In den Seen der Birkenregion und der untern und mittlern Teile der Grauweidenregion ist diese Art regelmäßig anzutreffen. Im obern Teil der Grauweidenregion wird sie spärlich und kommt in der Flechtenregion sehr selten vor. Oft ist sie auch in sehr kleinen Gewässern gefunden worden.

Sars [77] hat eine Varietät *ornata* aufgestellt, die sich von der Hauptart durch rote oder blaue Flecke in den Schalenduplikaturen unterscheidet. In den Hochgebirgen tritt diese Erscheinung, wie auch Sars bemerkt, sehr oft auf, jedoch habe ich auch hier ungefärbte Tiere gefunden, und zwischen beiden Extremen fanden sich alle Übergänge. Da weiterhin die Flecke bei einer und derselben Kolonie je nach den Jahreszeiten bald fehlen, bald vorhanden sein können, kann ihr Dasein nicht als hinreichender Grund für die Aufstellung einer besondern Varietät gelten. Bald sind sie mennigrot, bald. und zwar meistens gegen den Herbst, blau. In einem Teiche beobachtete ich sogar gelbe Flecke, bisweilen ins Grünliche spielend.

Weismann [104] hat die Vermutung ausgesprochen, diese Schalenflecke seien möglicherweise sekundäre Geschlechtscharaktere, die bei der sexuellen Fortpflanzung die Männchen anlocken sollten. Er war

indes nicht in der Lage, sie in der Natur beobachten zu können. Dagegen fand sie Fritsch [19] nur während der Zeit der parthenogenetischen Fortpflanzung und stellte daher eine solche Bedeutung in Abrede. Ich muß mich dieser letztern Ansicht unbedingt anschließen. Oft fanden sich nämlich die Schalenflecke schon im Frühling bei den halberwachsenen, aus den Dauereiern ausgeschlüpften Jungen. Oft waren sie auch im Frühsommer groß, während sie in denselben Gewässern im Herbste bald vor dem Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung ganz verschwunden oder wenigstens sehr klein waren. Die Annahme von Fritsch, sie ständen im Zusammenhang „mit guter Ernährung und allgemeinem Wohlbefinden", scheint mir wahrscheinlich, denn die größten Flecke fand ich bei Tieren, die besonders groß waren und allem Anschein nach unter besonders günstigen Bedingungen lebten.

Auch der unterhalb des Darms verlaufende, gewöhnlich blaue Zellenstrang, der von Fritsch beschrieben worden ist, variiert innerhalb weiter Grenzen, sowohl nach Größe wie nach Färbung. Bald ist er ganz blau ohne rote Beimengung, bald blau mit einer solchen, bald, obwohl seltner, ganz mennigrot.

Fam. *Daphniidae.*

6. ***Daphnia pulex*** (De Geer).

Wesenberg-Lund [106] hat unter dem Namen *Daphnia groenlandica* eine neue Art aus Grönland beschrieben, die sich von *D. pulex* durch einen in seitlicher Ansicht fast kreisrunden Körper mit einer aus der Mitte des Hinterleibes entspringenden Spina und einer etwas stärkern Bewehrung der Endkrallen des Abdomens unterscheiden soll. Exemplare mit ähnlichem Körperumriß und Spina habe ich aber von der wahren *D. pulex* in den Hochgebirgen mehrmals angetroffen, und zwar können diese Merkmale als typisch für diejenige Form angesehen werden, die im ersten Monat nach dem Auffrieren der Gewässer auftritt. Dieselben Charaktere gibt auch Lilljeborg für seine *forma vernalis* an [45, vgl. seine fig. 8, tab. 9 mit der von Wesenberg-Lund gegebenen Abbildung]. *D. groenlandica* wurde auch zu entsprechender Zeit, nämlich im Juli, gefunden. Auch in der Bewehrung der Endkrallen des Postabdomens habe ich an lappländischen Exemplaren von *D. pulex* dasselbe Verhältnis gefunden, das für *D. groenlandica* typisch sein sollte. Diese letztgenannte ist

also mit der Frühlingsform von *D. pulex* identisch, was schon Richard [66, p. 24] zuvor vermutet hat.

Sie ist in den Hochgebirgen nicht häufig, lebt nur in kleinen und warmen Gewässern und steigt bis in die unterste Flechtenregion hinauf.

7. *Daphnia longispina* O. F. Müller.

Syn.: *D. longispina*, *hyalina*, *galeata*, *lacustris* und *crassiseta* autorum.

In dieser Art vereinige ich alle diejenigen Formen, die von Sars [77] und nach ihm Richard [66] zu den 4 Arten *longispina*, *lacustris*, *hyalina* und *galeata* gruppiert, von spätern Forschern dagegen. Burckhardt [5] und Lilljeborg [45], in den beiden Arten *longispina* und *hyalina* zusammengefaßt worden sind. Außerdem muß auch *D. crassiseta* Burckhardt mit ihnen vereinigt werden. Den Gründen, weshalb ich dies tue, werde ich im folgenden ein besonderes Kapitel widmen (S. 122). Von der Art, wie ich sie auffasse, kommen in unsern Hochgebirgen 7 Formen vor, deren ich jede für sich bespreche.

1. *Var. rosea* Sars [71], (Textfig. J, S. 129), von Lilljeborg [45] als die typische *D. longispina* angesehen. Sie stimmt mit der fig. 1 oder 2 auf tab. 13 in den „Cladocera Sueciae" überein und ist rötlich. Sie variiert innerhalb ziemlich weiter Grenzen: die Körperlänge ist 2—2,8 mm, die Ruderborsten der 2. Antennen bald kurz und dick, bald lang und schmal; der Dorsalrand des Postabdomens von den Abdominalborsten an ist bald konvex oder bildet sogar in der Mitte einen stumpfen Winkel, bald gerade oder sogar schwach konkav. Diese Form kommt nur in kleinen und warmen Gewässern vor und ist in der Birkenregion gemein, in der Grauweidenregion aber selten.

2. *Var. abbreviata* Lilljeborg. (Textfig. K, S. 129.) Sie wurde von Lilljeborg [43] für die Beringinsel beschrieben und ist seitdem nicht wiedergefunden worden. Wie ich mich durch Vergleich mit den im hiesigen Zoologischen Museum befindlichen Typenexemplaren Lilljeborg's überzeugt habe, ist die unten zu erwähnende lappländische Form mit der genannten Varietät identisch. Da sie zuvor nicht abgebildet worden ist, habe ich dies in der Textfig. K, S. 129 getan.

Von der Hauptart unterscheidet sie sich vor allem durch den sehr kleinen Kopf, der bei parthenogenetischen Weibchen kaum mehr

als $^1/_6$ der Länge des Tieres ausmacht. Auch in sagittaler Richtung ist er sehr klein. Die Schalenduplikaturen sind in seitlicher Ansicht beinahe kreisrund, und der Rücken ist an der hintern Kopfgrenze leicht eingebuchtet. Im ganzen erinnert die äußere Körperform sehr an gewisse Formen von *D. pulex*, z. B. die früher als selbständige Art beschriebene Form *obtusa* Kurz. Die Spina ist kurz und entspringt aus der Mitte des Schalenhinterteils. Sie ist im Gegensatz zu *var. zschokkei* (Stingelin) [96, 97], mit der die Form eine größere Ähnlichkeit hat, nicht dorsalwärts gerichtet, sondern mit der Längsachse des Tieres parallel. Auch sind die Endkrallen des Abdomens nicht wie bei dieser Varietät mit einem Nebenkamm versehen. Die Länge der eiertragenden Weibchen beträgt ohne die Spina 2,2—2,6 mm. Die Farbe des lebenden Tieres ist, besonders an den dorsalen Teilen, tief schwarzbraun, was sofort in die Augen fällt. Nach den in Spiritus aufbewahrten Exemplaren zu urteilen, gilt dies auch für die Tiere von der Beringinsel. Die Varietät geht durch Zwischenformen in die *var. rosea* über.

Sie lebt nur in sehr kalten Gewässern der Flechtenregion und des obern Teiles der Grauweidenregion und tritt hier vikariierend für die vorhergehende auf. Ich habe sie nur in den Sarekgebirgen und der Torne-Lappmark gefunden.

3. *Var. frigidolimnetica n. var.* (Textfig. L, S. 129). Sie steht der vorhergehenden sehr nahe und ist eine von ihr abgeleitete Form, die sich dem limnetischen Leben angepaßt hat. Von ihr unterscheidet sie sich nur durch geringere Körpergröße (Länge etwa 1,8 mm ohne die Spina), eine längere Spina, welche die halbe Länge des übrigen Tieres fast erreicht, und eine schwächere Färbung. Jedoch ist sie nicht hyalin. Sie vermittelt, wie ich später (S. 130) näher erörtern werde, den Übergang zwischen der vorhergehenden und der folgenden Form.

Sie ist, wie ihr Name auszudrücken sucht, eine limnetische Form, die nur in sehr kalten Seen lebt. So habe ich sie im großen und kalten See Torne-Träsk gefunden und außerdem in einigen kleinern Seen der Flechtenregion und der obersten Grauweidenregion, wie dem Latnjajaure und dem obern Tjuonajaure in der Torne-Lappmark und dem Tjäurajauratj (in den Pärtegebirgen), dem Sarekjauratj und dem See im Tale Snavvavagge in den Sarekgebirgen.

Folgende drei Formen gehören derselben jahreszeitlichen Variationsserie an, weshalb ich sie nicht als Varietäten, sondern als

„formae" bezeichne. Die Serie nenne ich nach ihrer Anfangs- und Endform die *microcephala-galeata*-Reihe.

4. *Forma microcephala* Sars [73, 77] (Textfig. E, S. 124).

Syn.: *D. galeata var. microcephala* Sars.

Sie lebt nur limnetisch, findet sich nur im Anfang des Frühlings und ist nicht häufig. Sie kommt in der Birkenregion (z. B. im See Nakerjaure in der Torne-Lappmark) und wahrscheinlich auch in der Grauweidenregion vor. Auch im übrigen Europa wurde sie nur selten beobachtet. Gegen den Sommer geht sie in die nächstfolgende Form über.

5. *Forma obtusifrons* Sars [77, 66 p. 324] (Textfig. F, S. 124).

Syn.: *D. galeata var. obtusifrons* Sars.

Bisweilen ist sie die Sommerform der vorhergehenden, bisweilen tritt sie aber auch als die erste Frühlingsform auf. Sie kann sich entweder womöglich den ganzen Sommer unverändert erhalten, was ich jedoch nicht sicher habe konstatieren können, oder sie geht, was sicher die Regel ist, im Spätsommer in die folgende Form über. Sie findet sich in allen Gewässern, wo die vorhergehende oder die folgende lebt, und ist in Seen und größern Weihern der Birkenregion und der untern Teile der Grauweidenregion ziemlich häufig.

6. *Forma galeata* (Sars [73, 77]) (Textfig. G und H, S. 124).

Syn.: *D. galeata* (die kurzgehelmte Hauptart) Sars, *D. hyalina subsp. galeata* (pro parte) bei Lilljeborg [45].

Mit *D. hyalina, f. galeata* bei Burckhardt [5] nicht ganz identisch, worüber näheres S. 133.

Bei allen Exemplaren eines Sees in der Ebene bei Puorek in den Sarekgebirgen waren Anfang August die Schalenklappen ventral von der Spina eine Strecke weit tief braun oder fast schwarz gefärbt. Diese Färbung rührte von kleinen Körnchen her, die zwischen den beiden Chitinblättern der Schalenduplikatur gelagert waren. Bei Tieren aus andern Gewässern habe ich Ähnliches nicht bemerkt. Sars scheint dieselbe Beobachtung gemacht zu haben [73].

Sie tritt niemals als die erste Frühlingsgeneration auf, sondern entwickelt sich immer aus der vorhergehenden Form und ist im Sommer und Herbste die häufigste der drei Formen der Serie. Sie hat dieselbe Verbreitung wie die vorhergehende.

7. *Var. intermedia n. var.* (Textfig. M, S. 134). Sie kann als eine *var. rosea* bezeichnet werden, welche durch Hyalinität und einen,

wenn auch kleinen, Kopfkiel sich dem Planktonleben angepaßt hat. Sie hält die Mitte zwischen der *D. longispina*, wie sie Sars [70] 1861 beschrieben und welche nach ihm Richard [66] als die Hauptform der Art aufgestellt hat, und der *D. lacustris* Sars [71]. Von der erstern weicht sie durch ansehnlichere Körpergröße, 2,2—2,7 mm, und in die Pigmentmasse des Auges mehr eingesenkte Krystallinsen ab, was die Form der *var. lacustris* nähert. Von dieser unterscheidet sie sich jedoch durch eine breitere und weniger langgestreckte Körperform. Wegen dieser Zwischenstellung habe ich ihr den obigen Namen beigelegt. Einige Kolonien der Varietät sind übrigens durch die ungewöhnliche Kürze der Ruderantennen-Borsten ausgezeichnet, deren distales Glied nur halb so lang wie das proximale und nahe seiner Ursprungsstelle mit einem großen schwarzen Flecke versehen ist. Es herrscht in dieser Hinsicht völlige Übereinstimmung mit *D. crassiseta* Burckhardt [5]. Bei Tieren aus andern Gewässern, die übrigens mit den vorigen ganz übereinstimmten und ohne jeden Zweifel zu derselben Varietät gerechnet werden müssen, waren die Börstchen jedoch doppelt so lang, das distale Glied war ebenso lang wie das proximale, und der schwarze Fleck war kaum merkbar. Die Kürze der Ruderbörstchen kann also nicht in jenem Grade systematisch verwertet werden, wie es Burckhardt getan hat, der eben wegen dieser Abweichung seine *D. crassiseta* als von *D. lacustris* Sars artlich verschieden auffaßt. Indessen betrachtete auch er, wegen des Fehlens jeder genauen Angabe über die Ruderborsten der Sars'schen Form, eine Identität nicht als ganz ausgeschlossen.

Die neue Varietät ist nur in Frostviken gefunden, wo sie in den Seen Sipmikjaure in der Birkenregion und Avardojaure in der Grauweidenregion pelagisch vorkam. In der Nadelwaldregion war sie häufiger und auch in kleinen Weihern zu finden.

8. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller).

Von dieser Art findet sich sowohl die Hauptform als auch *var. cornuta*, beide meistens in derselben Wasseransammlung und zu derselben Zeit. Die Art kommt nur in stark erwärmten Gewässern vor, wie kleinen Sümpfen und Tümpeln und seichten Weihern. In solchen trifft man sie aber ziemlich häufig, sowohl in der Birkenregion als den untern Teilen der Grauweidenregion.

9. ***Simocephalus vetulus*** (O. F. Müller).

Kommt nur in stark erwärmten Kleingewässern in der Birkenregion vor und auch in solchen selten.

10. ***Ceriodaphina quadrangula*** (O. F. Müller).

Sowohl die Hauptform als *var. hamata* kommen in den Hochgebirgen vor und zwar untereinander gemischt, weshalb ich sie hier zusammen bespreche. Sie wird ziemlich oft in der Birken- und Grauweidenregion angetroffen, in der Flechtenregion aber selten und nur in warmen Tümpeln.

Fam. *Bosminidae.*

11. ***Bosmina obtusirostris*** Sars (nach Lilljeborg [45]).

Unter diesem Namen hat Lilljeborg in seinem großen Werke „Cladocera Sueciae" einige früher als besondere Arten beschriebene Formen zusammengeschlagen und bezeichnet sie demnach als Varietäten dieser Art. Die in den schwedischen Hochgebirgen vorkommenden Formen mit ihren wichtigsten Merkmalen sind: *obtusirostris* Sars mit hervorragender Stirn und schwacher Schalenskulptur; *lacustris* Sars ohne hervorragende Stirn und mit schwacher Schalenskulptur; *arctica* Lilljeborg (bei Wesenberg-Lund [106]) mit hervorragender Stirn und sehr starker Schalenskulptur; endlich die von Lilljeborg nicht erwähnte *B. nitida* Sars ohne Schalenskulptur, mit sehr kurzen Antennen des 1. Paares und geringerer Körpergröße als die übrigen.

Betreffs der gegenseitigen Stellung dieser Formen stimme ich Lilljeborg völlig bei und betrachte sie somit als einer und derselben Art angehörend und zwar aus folgenden Gründen: die Form *obtusirostris* Sars, die nach dem Vorgange Lilljeborg's im folgenden als die Hauptform bezeichnet wird, geht durch Zwischenformen sowohl in *arctica* als in *lacustris* über. Besonders sind die Übergangsformen zur erstgenannten sehr zahlreich. In der Tabelle S. 41 sind sie zur Hauptform gestellt. Bisweilen habe ich beobachtet, daß eine *Bosmina*-Kolonie, die im Anfang des Sommers nur aus der Hauptform bestand, gegen den Herbst nur aus *arctica* zusammengesetzt war. Da letztere somit bisweilen nur eine Temporalform der Hauptform ist, bezeichne ich sie nicht als Varietät, sondern

schlechthin als „forma“. Oft gehören aber schon die aus den Dauereiern heraustretenden Tiere der *f. arctica* an, und andrerseits kann man auch im Herbste die Hauptform finden. Auch in die *var. lacustris* geht *f. arctica* über, jedoch nicht durch temporale, sondern lokale oder individuelle Variation. Am konstantesten scheint sich *var. nitida* zu erhalten, jedoch habe ich einmal eine *arctica*-Kolonie gesehen, deren Individuen durch sehr kurze Antennen des 1. Paares an die genannte Varietät erinnerten, und es unterliegt mir keinem Zweifel, daß diese als selbständige Art nicht aufrecht zu erhalten ist.

1. Die Hauptform, *obtusirostris* SARS, ist in den Hochgebirgen einer der allgemeinsten Entomostraken und gedeiht in Wasseransammlungen jeder Art, sowohl in großen Seen, wo sie sich der limnetischen Lebensweise durch schwächere Färbung angepaßt hat, als in Teichen und Weihern, ja sogar in den allerkleinsten Tümpeln und Sümpfen ist sie regelmäßig vorhanden. Bei Exemplaren aus den letztgenannten Lokalitäten habe ich oft kleine schwarze Pigmentkörner in der Schale zerstreut gefunden. In allen 3 Regionen ist sie gemein. Übrigens ist sie, wie auch die folgenden Formen, auf die nördlichen Teile der Erde beschränkt.

2. *Forma arctica* LILLJEBORG. In ihrer typischen Ausbildung habe ich sie in Frostviken und den Sarekgebirgen gefunden. Sie ist nicht selten, obgleich nicht so gemein wie die Hauptform, und tritt in ähnlichen Gewässern wie diese auf.

3. *Var. lacustris* (SARS). Sie fand sich nur in Frostviken in den Seen der Birkenregion und immer limnetisch.

4. *Var. nitida* (SARS) habe ich nur in einem Weiher in der Grauweidenregion der Sarekgebirge gefunden.

Fam. *Lyncodaphniidae.*

12. ***Ophryoxus gracilis*** SARS.

In der Uferregion der Seen und in kleinen Gewässern der Birkenregion findet sich diese Art ziemlich regelmäßig, in der Grauweidenregion wird sie aber selten und fehlt in der Flechtenregion.

13. ***Lathonura rectirostris*** (O. F. MÜLLER).

Nur zweimal erbeutet und zwar in kleinern Gewässern der Birkenregion in der Torne-Lappmark und den Sarekgebirgen.

14. *Streblocerus serricaudatus* (Fischer).

Diese Art habe ich nur selten, jedoch in allen drei Hochgebirgsgegenden und sowohl in der Birken- als der Grauweidenregion gefunden. Da sie in höherm Grade als die meisten übrigen Cladoceren eine verborgene Lebensweise im Schlamme führt, dürfte sie etwas häufiger sein, als es meine Sammlungen dartun. Sie scheint immer in kleinen Weihern zu leben.

15. *Acantholeberis curvirostris* (O. F. Müller).

Nur in Frostviken gefunden, aber sowohl in der Birken- als in der Grauweidenregion, immer indes in seichten und stark erwärmten Tümpeln.

Fam. *Lynceidae.*

16. *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller).

Die Art ist eine der häufigsten Hochgebirgs-Cladoceren und kommt in den verschiedenartigsten Gewässern vor, jedoch nur ausnahmsweise in der Flechtenregion.

17. *Acroperus harpae* Baird.

Neben der typischen Form lebt in den Hochgebirgen sehr häufig eine abweichende, die ich unten *var. frigida* nenne. Da sie durch eine lückenlose Serie von Zwischenformen ineinander übergehen, werde ich sie in der Tabelle S. 41 zusammen besprechen.

1. Die Hauptform. Sie ist in allerlei Gewässern der Birkenregion sehr häufig, wird aber in der Grauweidenregion durch Übergangsformen zu der Varietät vertreten.

2. *Var. frigida* mihi (Textfig. A u. B). Sie ist mit einer von Wierzejski [110] als *A. leucocephalus var.* aus der Hohen Tatra beschriebenen Form identisch. Das typisch ausgebildete Weibchen unterscheidet sich von der Hauptform vor allem durch den stark rückgebildeten Kopfkiel. Dieser ist sehr wenig hervortretend, so daß der Abstand zwischen Auge und Stirnkontur kaum so groß ist wie der Durchmesser des Auges. Beim Männchen ist der Kopfkiel womöglich noch kleiner. Eine zweite Eigentümlichkeit des Männchens der Hauptform gegenüber ist die stärker gewölbte Rückenkontur und der mehr nach unten und weniger nach vorn gehaltene

Kopf, wodurch sich das Männchen in der allgemeinen Körperform dem Weibchen mehr nähert, als dies bei der Hauptform der Fall ist. An den Analrändern des Postabdomens findet sich ein Besatz von sehr kleinen Härchen, die sowohl beim Weibchen als beim Männchen wahrzunehmen sind. Sie sind in derselben Weise ausgebildet, wie sie STINGELIN [98, fig. 28] abgebildet hat, obgleich LILLJEBORG [45] ihr Dasein nachher bezweifelt hat. Indes habe ich sie auch bei der Hauptform angetroffen. Die Skulptur der Schale und die übrigen Merkmale sind dieselben wie bei der letztgenannten. Länge des ♀ 0,75—0,85 mm, die des ♂ 0,65—0,70 mm.

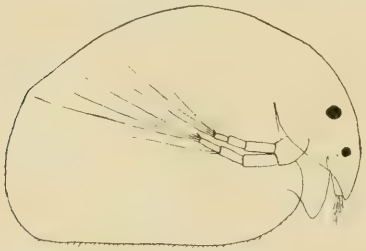

Fig. A.
Acroperus harpae BAIRD *var. frigida* mihi. ♀. 58 : 1.

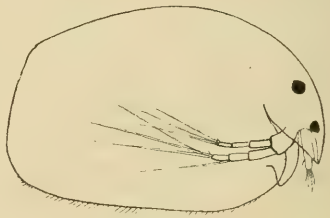

Fig. B.
Acroperus harpae BAIRD *var. frigida* mihi. ♂. 58 : 1.

Diese Varietät ist eine für sehr kalte Gewässer eigentümliche Form der Art. In der Flechtenregion ist sie gemein, geht aber in der Grauweidenregion durch Zwischenformen in die Hauptart über.

18. *Alonopsis elongata* SARS.

Sie ist sehr gemein und über alle drei Regionen verbreitet. Sie findet sich sowohl in den größten Wasserbecken, wo sie an den Ufern lebt, wie in den kleinsten Tümpeln und Sümpfen.

19. *Lynceus quadrangularis* O. F. MÜLLER.

Bemerkung zur Gattung *Lynceus*: Nach dem Vorgange LILLJEBORG's [45] verwende ich den alten O. F. MÜLLER'schen Namen *Lynceus* für die gewöhnlich *Alona* genannte Gattung. Als die alte Gattung *Lynceus* in mehrere zerteilt wurde, wurde der alte Name ganz gestrichen, ohne auf eine der neu aufgestellten Gattungen übertragen zu werden, was offenbar unrichtig ist. Die von MÜLLER zuerst als ein *Lynceus* beschriebene Art (*L. quadrangularis*) gehört der gewöhnlich *Alona* genannten Gattung an, und dieser letztere Name muß also dem alten *Lynceus* seinen Platz zurückgeben.

L. quadrangularis findet sich in den Hochgebirgen nur vereinzelt, und ich habe das Tier nur in der Torne-Lappmark gefunden, zweimal in der Birkenregion und einmal in der Grauweidenregion.

20. ***Lynceus affinis*** Leydig.

In den Uferregionen der Seen sowie in kleinern Gewässern ist dieses Tier in der Birkenregion ziemlich häufig, wird aber in der Grauweidenregion spärlicher und fehlt in der Flechtenregion.

21. ***Lynceus costatus*** (Sars).

Diese Art habe ich nur einmal in der Grauweidenregion in Frostviken angetroffen.

22. ***Lynceus guttatus*** (Sars).

Auch diese ist sehr selten. In der Birkenregion Frostvikens und der Sarekgebirge habe ich sie je einmal gefunden und einmal in der Grauweidenregion Frostvikens.

23. ***Lynceus intermedius*** (Sars).

Diese in Skandinavien sehr seltene Art habe ich dreimal in Weihern oder Sümpfen gefunden und zwar zweimal in der Birkenregion der Torne-Lappmark und einmal in der Grauweidenregion Frostvikens.

24. ***Leptorhynchus falcatus*** (Sars).

An den Ufern der Seen und in Tümpeln wurde diese Art viermal angetroffen, teils in Frostviken, teils in den Sarelgebirgen, und zwar sowohl in der Birken- als auch im untern Teile der Grauweidenregion.

25. ***Alonella excisa*** (Fischer).

In der Birken- und Grauweidenregion kommt diese Art ziemlich häufig vor, wird dagegen in der Flechtenregion selten und nur in ihren untersten Teilen angetroffen. Sie lebt sowohl in kleinern als in den Uferregionen größerer Gewässer.

26. ***Alonella exigua*** (Lilljeborg).

Nur in drei kleinen Weihern der Birkenregion in der Torne-Lappmark und den Sarekgebirgen gefunden.

27. *Alonella nana* (BAIRD).

Sie ist häufiger als die vorhergehende und kann nicht als selten betrachtet werden. Sie lebt sowohl in größern als kleinern Gewässern, sogar in Sümpfen, und steigt bis in den untern Teil der Flechtenregion hinauf. Schon im obern Teile der Grauweidenregion wird sie aber spärlich.

28. *Peratacantha truncata* (O. F. MÜLLER).

Nur in Frostviken habe ich diese Art gefunden und zwar nur einmal in der Birken- und zweimal in der Grauweidenregion. Sie wurde nur in verhältnismäßig stark erwärmten Gewässern erbeutet.

29. *Chydorus sphaericus* (O. F. MÜLLER).

Von dieser Cladocere kommen zwei in ihrer extremsten Ausbildung voneinander sehr abweichende Formen in den Hochgebirgen vor, die aber durch eine ununterbrochene Serie von Zwischenformen verbunden sind.

1. Die Hauptform. Es ist dies die von den meisten Autoren schlechthin als *Ch. sphaericus* bezeichnete Form. Bisweilen sind die Zähnchen der Analränder unregelmäßig gruppenweise geordnet, dies ist aber nur eine individuelle Abweichung. Als eine lokale Variation ist aber eine eigentümliche Schalenskulptur zu betrachten, die ich bei Tieren aus dem kleinen See Somasreppejaure in der Torne-Lappmark beobachtet habe. Bei ihnen zeigten die hexagonalen Zellen der Schalenklappen eine feine, in der Längsrichtung des Tieres verlaufende Streifung, in ähnlicher Weise wie sie sich bei *Ch. punctatus* HELLICH [36] und *Alonella excisa* (FISCHER) findet. Von der erstgenannten, die übrigens nach LILLJEBORG nur eine Form von *Ch. sphaericus var. caelata* ist, unterscheidet sich die Form durch das Fehlen von Höckern an der Zellenoberfläche, falls nicht als solche die ab und zu deutlich sichtbaren Zellkerne gedeutet worden sind.

2. *Var. caelata* (SCHÖDLER). Sie ist durch die punktierte Skulptur der Zellen in den untern und hintern Teilen der Schalenklappen ausgezeichnet. Die Pünktchen bestehen aber nicht, wie das angegeben worden ist, aus hervorragenden Höckerchen, sondern aus Vertiefungen, wovon ich mich an Querschnitten überzeugt habe. Daß indessen die von mir untersuchten Tiere mit der genannten

Varietät identisch sind, habe ich durch Vergleich mit den von Lilljeborg bestimmten Exemplaren des hiesigen Museums ermittelt. Die von Matile [52], Stingelin [98] und Lilljeborg [45] geäußerte Ansicht, daß diese von andern Autoren als selbständige Art aufgeführte Form nur eine Varietät von *Ch. sphaericus* sei, ist zweifelsohne richtig. Es sind nur die völlig ausgewachsenen Tiere, die die genannte Schalenskulptur besitzen, bei den jungen findet sich kein Unterschied gegenüber der Hauptform. Auch in Gewässern, wo sämtliche ausgewachsene Tiere ausgeprägten *caelata*-Charakter aufwiesen, fehlte er bei den Jungen. Andrerseits können auch ältere Tiere ihn sehr schwach ausgebildet haben, und gewöhnlich lebte die typische Varietät in demselben Gewässer, wo sich auch die Hauptform fand nebst einer lückenlosen Reihe von Zwischenformen zwischen beiden. Die von mir beobachteten *caelata*-Exemplare waren im Leben durch eine rötlichgelbe Farbe ausgezeichnet.

Diese Art ist, nebst *Bosmina obtusirostris*, die häufigste aller Hochgebirgs-Entomostraken. Sie lebt in Gewässern allerlei Art und steigt bis in die höchstgelegenen und kältesten Seen hinauf, wo sie oft die einzig vorkommende Cladocere ist. Sie ist auch von andern Forschern als ein wahrer Ubiquist anerkannt. *Var. caelata* habe ich nicht in den kältesten Seen gefunden, sonst ist sie aber ziemlich gemein und über alle drei Hochgebirgsregionen verbreitet.

30. ***Chydorus piger*** Sars.

Diese nur in Skandinavien und Finnland, und auch hier nur selten, gefundene Art ist mir aus zwei größern Seen der Birkenregion in Frostviken (Sipmikjaure und Stora Väktarsjön) bekannt und außerdem aus einem Sumpfe in der Birkenregion der Torne-Lappmark, was eigentümlich ist, da sie sonst nur in größern Gewässern gefunden wurde.

Fam. *Polyphemidae.*

31. ***Polyphemus pediculus*** (Linné).

Diese in den Hochgebirgen sehr häufige Art lebt sowohl in den größten Gewässern, wo sie in der Uferregion vorkommt, als in den kleinsten und seichtesten Tümpeln und Sümpfen. In der Birken- und Grauweidenregion ist sie, wie erwähnt, sehr häufig, wird aber in der Flechtenregion spärlich und nur in ihren untern Teilen angetroffen.

32. *Bythotrephes longimanus* Leydig.

Von dieser Art habe ich sowohl die kleinere Hauptart (*B. longimanus* Leydig s. str. Lilljeborg) als die große Varietät *arctica* Lilljeborg beobachtet. Wie ich weiter unten zeigen werde (S. 138 ff.), sollte eigentlich die letztgenannte, da sie die ursprüngliche Form ist, von welcher sich die erstere ableitet, als die Hauptart bezeichnet werden. Da aber eine solche Umänderung nicht mit den allgemein angenommenen Nomenklaturregeln im Einklang steht, habe ich die alte Bezeichnungsweise beibehalten. Zwischenformen der Größe nach zwischen beiden habe ich an mehreren Orten gefunden, und wie ich unten (S. 138 ff.) näher erörtern werde, ist eigentlich auch die kleinere nord-skandinavische Form eine Übergangsform zur Hauptart, und diese letztere findet sich in ihrer extremsten Ausbildung, wie sie zuerst von Leydig beschrieben wurde, nur in südlichern Gegenden. Im folgenden bezeichne ich aber die kleinere Form als die Hauptform, da sie mit der Begrenzung, die Lilljeborg [45] dieser gegeben hat, zweifelsohne als solche anzusehen ist.

Die jungen, noch nicht ausgewachsenen Tiere weisen eine unbedeutende Verschiedenheit auf, je nachdem sie aus Dauereiern ausgeschlüpft sind oder im Brutraum der Jungfernweibchen ihre Entwicklung durchgemacht haben. Im ersten Falle haben schon halberwachsene Junge oft 2 Paar Schwanzkrallen, und noch ehe sie völlig ausgewachsen sind, deren 3—4, die von Jungfernweibchen erzeugten Jungen aber, auch wenn sie schon fast ihre volle Größe erreicht haben, nur 1—2 Paare. Dies beruht zweifelsohne darauf, daß die aus den Dauereiern hervorgegangenen Jungen wegen ihres Lebens im Freien öfter die Schale wechseln müssen, und die Zahl der Schwanzkrallen wird bekanntlich mit jedem Schalenwechsel um 1 Paar erhöht. Im Brutraum dagegen findet kein Schalenwechsel statt, und die Jungen sind, wenn sie denselben verlassen, schon sehr groß. — Die erwachsenen Weibchen besitzen oft 4 Paare, die erwachsenen Männchen niemals mehr als 2 Paare Krallen, die Hauptart oft nur 1 Paar.

1. Die Hauptart habe ich in der Torne-Lappmark gar nicht, in den Sarekgebirgen nur in einem auf der Baumgrenze gelegenen See (Kallakjaure) angetroffen. In Frostviken fand ich sie aber fast in jedem See der Birkenregion und der obern Nadelwaldregion und in der Grauweidenregion auch in ziemlich kleinen Teichen. In den

nördlichsten Hochgebirgsgegenden scheint *var. arctica*, in den südlichen die Hauptart vorzuherrschen.

2. *Var. arctica.* In der Torne-Lappmark fand ich sie spärlich, in den Sarekgebirgen dagegen an mehreren Orten. Sie war hier in gewissen Gegenden der Birkenregion (der Ebene bei Puorek) sehr häufig und fand sich sowohl in teichartigen Seen als in kleinen Pfützen. In der Grauweidenregion war sie nur spärlich in den untern Teilen vorhanden. In Frostviken fehlte sie ganz. Auch zuvor ist sie nur im nördlichsten Europa gefunden worden.

Copepoda.

Fam. *Cyclopidae.*

33—34. ***Cyclops gigas*** Claus und ***C. viridis*** (Jurine).

Diese beiden Arten will ich hier wie auch in der Tabelle S. 42 zusammen behandeln, weil ich in den meisten Fällen nur junge Tiere gesehen habe, so daß es mir unmöglich war, sie sicher zu bestimmen, besonders da auch bei den ausgewachsenen Exemplaren die beiden Arten einander sehr ähnlich sind. Sie werden auch von den meisten Autoren als eine einzige Art betrachtet, jedoch finden sich nach Lilljeborg [46, 47] und Sars [72] bestimmte, wenngleich unbedeutende Unterschiede zwischen beiden, sowohl morphologische als biologische. So ist *C. gigas* eine ausgesprochene Kaltwasserform, die nur in arktischen Gegenden oder in kalten und tiefen Wasserschichten größerer Seen während des Sommers, sonst aber nur während der kalten Jahreszeit günstige Existenzbedingungen findet, während *C. viridis* wärmere Wohnplätze und Jahreszeiten bevorzugt.

Nur in wenigen Fällen konnte ich, wie oben bemerkt, die Art sicher bestimmen. So habe ich den typischen *C. gigas* in sehr kalten Gewässern der Flechtenregion gefunden, den typischen *C. viridis* dagegen in seichten und warmen Tümpeln der Birkenregion. Dies stimmt ja gut mit den oben erwähnten Angaben von Lilljeborg und Sars überein, und ich möchte glauben, daß die erstgenannte Art in der Flechten- und Grauweidenregion, die letztgenannte dagegen in der Birkenregion oder wenigstens den kleinern Gewässern derselben lebt. Die beiden Arten, zusammengenommen, sind ziemlich häufig, obgleich, wie oben bemerkt, meistens in jungen Exemplaren und in geringer Individuenzahl vorhanden. Ich habe sie in allen drei

Untersuchungsgebieten und allen drei Hochgebirgsregionen angetroffen, sogar in den allerkältesten Seen der Flechtenregion (auf Luotto), wo sie schon während des Auffrierens mit Eiersäckchen versehen waren (diese Exemplare gehörten sicher der Art *C. gigas* an).

35. *Cyclops vernalis* Fischer.

Die Art variiert betreffs der Länge der Antennen des 1. Paares, indem diese bald das 1. Cephalothoraxsegment ein wenig überragen, bald den Hinterrand desselben nicht erreichen, was ja die Regel ist. Auch die Farbe ist variabel, indem man sowohl fast völlig hyaline als auch stark braungefärbte Exemplare trifft, und zwar scheinen diese Variationen lokal zu sein. Die hellere Färbung scheint indes nicht mit einer limnetischen Lebensweise verbunden zu sein.

In sowohl kleinen als großen Gewässern kommt die Art in allen drei Regionen ziemlich gemein vor, sogar in den allerkältesten Seen der Hochebene Luotto, schon als sie soeben aufzufrieren begonnen hatten.

36. *Cyclops robustus* Sars.

Auch von dieser Art kommen sowohl fast hyaline als tiefbraune Exemplare vor. In ihrem Vorkommen und ihrer Verbreitung stimmt sie mit der vorhergehenden Art überein. Ob sie von dieser artlich zu scheiden ist, dürfte fraglich sein.

37. *Cyclops strenuus* Fischer.

Mit dieser Art haben Schmeil [83] und nach ihm andere Forscher ein paar andere Arten, unter ihnen auch die folgende, *C. scutifer*, vereinigt. Sars [80, p. 26] und Lilljeborg [47, p. 34; 46, p. 9] haben schon die Unhaltbarkeit dieser Vereinigung nachgewiesen, und ich stimme ihnen betreffs der hier zu besprechenden beiden Arten völlig bei. Wer sie wirklich in ihrer typischen Ausbildung gesehen hat, kann sie unmöglich miteinander verwechseln, und Übergänge zwischen beiden habe ich nie gesehen. Sie können nicht als Lokalvarietäten einer und derselben Art aufgefaßt werden, denn ich habe sie mehrmals im Plankton desselben Sees gefunden.

Alle von mir beobachteten Tiere gehören derjenigen Form der Art an, die Lilljeborg [47, p. 30] als Frühlingsform bezeichnet. Da seine Beschreibung derselben auf schwedisch gegeben ist, dürfte eine kurze Wiederholung der Merkmale hier nicht unwillkommen

sein: Die Größe ist etwas beträchtlicher als bei den andern Formen, *f. abyssorum* (G. O. Sars [72, p. 29]) ausgenommen, und beträgt etwa 2 mm beim Weibchen, 1,3—1,4 mm beim Männchen. Von der letztgenannten Form unterscheidet sie sich durch die beiden Dorne an der Spitze des innern Astes des 4. Fußpaares, von denen der äußere halb so lang wie der innere ist (bei *f. abyssorum* noch kürzer). Sie findet sich nur während des Frühlings in südlichern Gegenden und geht gegen den Sommer in die kleinere Sommerform über. — Die Farbe der Hochgebirgsexemplare war bald weißlich, bald rötlich, und in diesem Falle war die Färbung am 1. Cephalothoraxsegment und am Abdomen besonders stark. Das 2. Cephalothoraxsegment ragte immer seitwärts mehr hervor als die andern.

Die Art ist in den Hochgebirgen nicht häufig, kommt jedoch in allen drei Regionen vor. Sie lebt sowohl in Seen als in kleinen, aber kalten Gewässern.

38. *Cyclops scutifer* Sars.

Er ist von *C. strenuus* durch das seitlich stark hervortretende 4. und 5. Cephalothoraxsegment leicht zu unterscheiden. Die deutschen und schweizerischen Forscher haben diesen Unterschied nicht richtig aufgefaßt. Ich verweise des weitern auf Lilljeborg [47] und Sars [80].

Er ist der häufigste Copepode der nord-schwedischen Hochgebirge, gehört allen drei Regionen an und ist sogar in den allerkältesten Gewässern, schon ehe sie aufgefroren sind, sehr zahlreich. Er lebt fast in jedem See und oft auch in sehr kleinen Gewässern.

39. *Cyclops serrulatus* Fischer.

Nächst der vorhergehenden ist diese Art die häufigste unter den Copepoden und lebt sowohl in kleinen als großen Gewässern jeder der drei Regionen.

40. *Cyclops macrurus* Sars.

Nur in einem See der Birkenregion der Sarekgebirge habe ich diese Art erbeutet, und sie gehört somit eigentlich nicht der Fauna unserer Hochgebirge an. In den obern Teilen der Nadelwaldregion dagegen ist sie häufiger.

Fam. *Harpacticidae.*

Bei der Besprechung der Harpacticiden werde ich auf die Morphologie etwas näher eingehen, als ich es bei den meisten übrigen

Entomostraken getan, weil ich in vielen Fällen bedeutende Variationen gefunden habe. Die Systematik der Harpacticiden ist noch in vielen Punkten unsicher, weil man wegen der spärlichen Zahl, in welcher die Tiere meistens angetroffen werden, das Variationsvermögen der einzelnen Arten nur selten hat feststellen können. Deshalb dürfte jede hierauf bezügliche Angabe von Wert sein. Die folgenden Mitteilungen werden auch zeigen, daß man gewissen Eigentümlichkeiten, nämlich der Ornamentik der Körpersegmente und der Bewehrung der Füße, in systematischer Hinsicht allzu großes Gewicht beigelegt hat, denn diese Merkmale sind bei einer und derselben Art sehr variabel, und oft sind die Variationen ganz individuell. Allgemeine Schlüsse zu ziehen, gestattet mir das Material nicht, jedoch will ich bemerken, daß ich die Form und Bewehrung der Furcalglieder stets konstant gefunden habe.

Betreffs des Vorkommens der verschiedenen Arten ist zu bemerken, daß diese Tiere wegen ihrer Lebensweise im Bodenschlamme und unter den Pflanzen des Bodens dem Fangnetze viel öfter als die andern Entomostraken entgehen, und ich habe sie deshalb bei weitem nicht in allen Gewässern erbeutet, wo sie wirklich vorkommen werden.

41. *Canthocamptus arcticus* LILLJEBORG.
(Taf. 1, Fig. 1.)

In der Ausbildung des Analoperculums sowie in der Bewehrung der Furcalglieder des Weibchens habe ich einige kleinere Abweichungen von den Abbildungen LILLJEBORG's [48] gefunden, und ich gebe in Fig. 1 eine genaue Zeichnung dieser Körperteile. Wie ich mich an den im hiesigen Universitätsmuseum befindlichen Typenexemplaren LILLJEBORG's überzeugt habe, bilden diese Abweichungen jedoch keine Verschiedenheiten gegen die LILLJEBORG'sche Form, sondern meine Angaben gelten auch völlig für sie.

Das Analoperculum ist am Hinterrande nur wenig abgerundet und fast quer abgestutzt. Wie an diesem Rande findet sich auch am untern Rande des Afters eine Querreihe von Zähnchen, aber diese sind viel feiner und auch kürzer (in der Figur nicht dargestellt). Die Furcalglieder sind an der obern Seite und an ihrem innern Teile mit zwei Querreihen von Härchen besetzt, welche nach innen mit einander konvergieren.

In der Ornamentik der Abdominalsegmente habe ich einige Variationen gefunden. Gewöhnlich stimmt sie mit den Angaben

Lilljeborg's völlig überein, die Zähnchenreihen sind demnach auf die Seiten der Segmente beschränkt. Bei einigen Exemplaren erstrecken sich dagegen diese Querreihen, mit Ausnahme derjenigen an der Mitte des Genitalsegments, rings um das ganze Segment, hier und da jedoch auf kurze Strecken unterbrochen. Bei den jungen, noch nicht völlig geschlechtsreifen Weibchen finden sich am untern Teile des Hinterrandes des vorletzten Segments stets eine Querreihe von ziemlich groben Zähnen.

Zu beiden Seiten der weiblichen Geschlechtsöffnung habe ich bisweilen je eine gefiederte Borste gefunden. Solche finden sich aber nur bei jungen, obwohl völlig geschlechtsreifen Tieren, und ich vermute daher, daß sie bei der ersten Begattung abgebrochen werden.

Im übrigen stimmen meine Beobachtungen völlig mit denen Lilljeborg's überein.

Die Zahl der Eier im Eiersäckchen ist bei allen von mir beobachteten Exemplaren stets nur 2 gewesen.

Diese Art scheint die häufigste der Gattung zu sein. Sowohl in der Torne-Lappmark und den Sarekgebirgen als in Frostviken habe ich sie gefunden, und zwar in allen drei Regionen und sowohl in großen als kleinen Gewässern. Auch bisher ist sie nur aus Schweden, vorzugsweise den nördlichen Provinzen, bekannt.

42. *Canthocamptus cuspidatus* Schmeil.

(Taf. 1, Fig. 2.)

Von der von Schmeil [87] nach Exemplaren aus dem Rhätikongebirge gegebenen Beschreibung der Art weichen meine Exemplare nur in unwichtigen Einzelheiten ab, die ich im folgenden erwähne.

Beim Weibchen ist die Ornamentik der Köpersegmente fast genau dieselbe, wie sie Schmeil darstellt, nur ist das vierte Segment ebenso sehr mit Zähnchen besetzt wie das fünfte, und die Hinterränder der Abdominalsegmente sind glatt anstatt fein ausgezackt. Zu beiden Seiten der Geschlechtsöffnung findet sich je eine kurze gefiederte Borste.

Die Schwimmfüße des 1. Paares weichen dadurch ab, daß der Außenast am Innenrande des 2. Gliedes einen kleinen Dorn trägt und ebenso der Innenast am Innenrande des 1. Gliedes. — An den Füßen des 4. Paares trägt das 3. Glied des Außenastes am inneren Rande statt 2 feinerer Borsten nur einen groben und langen Dorn (Fig. 2), wodurch sein Außenast eine von der Norm abweichende

Form erhält. Bei andern Exemplaren dagegen trägt es an derselben Stelle 2 Dorne, wodurch es sich der Rhätikonform mehr nähert, und bei einigen Exemplaren endlich habe ich völlige Übereinstimmung mit dieser gefunden. Es macht sich somit in der Ausbildung dieses Fußpaares eine große Variabilität geltend. Im übrigen stimmt das Fußpaar mit dem der Rhätikonexemplare überein. — Das 5. Fußpaar ist ziemlich variabel. Das 2. Glied ist bald nur mit 5, bald sogar mit 7 Borsten versehen, indem außer den 6 von SCHMEIL dargestellten Borsten basal an der Außenseite eine neue hinzugetreten ist. An der innern Verlängerung des Basalgliedes finden sich nach außen von der charakteristischen kurzen Borste bald 3 Borsten, wie es SCHMEIL angibt, bald nur 2.

Beim Männchen ist die Ornamentik der Körpersegmente großen Schwankungen unterworfen. Bald sind die Vorderleibssegmente wie beim Weibchen mit Zähnchenreihen versehen, bald gehen den 4 vordersten solche ganz ab, und nur das 5. trägt lateral je eine kurze Reihe. Bei den am spärlichsten gezähnelten Individuen findet sich an denselben Stellen des 6. Segments eine etwas längere Reihe, und die 3 folgenden Segmente sind mit je einem an mehreren Stellen, vorwiegend auf der Dorsalseite, unterbrochenen Ringe von Zähnchen versehen, welche alle von derselben Größe sind. Bei andern Individuen ist das 6. Segment wie das 5. mit mehreren kurzen Querreihen von Zähnchen besetzt, jedoch nicht auf der Ventralseite, welche glatt ist, und die Zähnchenringe der 3 folgenden Segmente sind ununterbrochen. Solche Exemplare sind dadurch den Rhätikontieren sehr ähnlich, nur sind die ventralen Zähne jedes Ringes größer als die dorsalen, während SCHMEIL das entgegengesetzte Verhältnis angibt.

Die Länge des Weibchens beträgt 0,8 mm, die des Männchens 0,6 mm, sie ist also etwas beträchtlicher als bei den Exemplaren aus dem Rhätikongebirge, bei denen sie resp. 0,6 und 0,4 mm ist.

Diese Art ist zuvor aus den höchsten Alpen, aus dem Isartale bei München, aus Schottland und von den Shetlandsinseln bekannt. Sie ist somit für Schweden neu. Hier habe ich sie in Frostviken und den Sarekgebirgen gefunden und zwar sowohl in großen als kleinen Gewässern aller drei Regionen.

43. *Canthocamptus schmeili* Mrazek *var. lapponica n. var.* (Taf. 1, Fig. 3—15.)

Beschreibung des Weibchens: Von der Hauptart, nach den Bescheibungen von Mrazek [55] und Lilljeborg [48] zu urteilen, weicht die neue Varietät in mehreren Einzelheiten ab, die aus der folgenden Beschreibung zu ersehen sind.

Die allgemeine Körperform, die Längenverhältnisse der einzelnen Segmente sowie die Bewehrung der Hinterränder derselben sind dieselben wie bei der Hauptart. Die Hinterränder aller Segmente mit Ausnahme des letzten sind somit in ihrer dorsalen Partie gezähnelt, desgleichen die ventralen Hinterränder des 6.—8. Segmentes, wo die Zähne jedoch viel länger als an der Dorsalseite sind (vgl. Taf. 1, Fig. 3 und 11, welch letztere u. a. die Ventralseite des männlichen 7. Segments darstellt, mit dem das weibliche in dieser Hinsicht völlig übereinstimmt). Außerdem läuft an der Ventralseite dieser Segmente unmittelbar vor den Hinterrändern je eine Querreihe von ebenso langen, aber weniger dicht stehenden Zähnen. Am 6. (Genital-) Segmente kann man deutlich eine querlaufende Linie an den ventralen und seitlichen Teilen wahrnehmen, welche auf der Entstehung dieses Segments durch die Verschmelzung zweier beruht. Das Analoperculum ist am Rande quer abgestutzt und wie bei der Hauptart glatt, unterhalb desselben aber sitzt an der untern Grenze des Afters eine Querreihe von feinen Härchen (Fig. 3). Möglicherweise hat dies die Angabe Mrazek's veranlaßt, daß das Analoperculum selbst mit sehr kurzen Härchen versehen sei. Die Furcalglieder (Fig. 3) weichen von der Hauptart durch ihre kurze und breite Form ab, ihre Länge ist nur wenig größer als die Breite (bei der Hauptart dreimal so groß); sie sind dadurch den Furcalgliedern beim Männchen der Hauptart ähnlich. Im übrigen stimmen sie mit der Hauptart überein, vor allem in der schwachen Ausbildung der äußern der 3 Endborsten, die ebenso klein als die innere ist.

Die Antennen des 1. Paares, deren Riechkolben nach Mrazek kaum das Ende des letzten Antennengliedes erreichen, nach Lilljeborg dagegen dasselbe etwas überragen, stimmen in dieser Hinsicht mit den Angaben des letztern Forschers überein (Fig. 4). Der Seitenast der Antennen des 2. Paares ist nur mit 3 Borsten versehen (Fig. 5). Nach Lilljeborg soll er deren 4 tragen.

Die Schwimmfüße weisen einige Abweichungen von der Haupt-

art auf. An den Füßen des 1. Paares ist der Innenast etwas länger, als ihn LILLJEBORG dargestellt hat, und sein Basalglied erreicht die Spitze des ganzen Außenastes (Fig. 6). Das kleine Börstchen an der innern Seite der großen Endborste desselben Astes fehlt. In diesen beiden Hinsichten stimmt meine Form mit der von MRAZEK beschriebenen überein. — Auch das 2. Fußpaar unterscheidet sich von der LILLJEBORG'schen und stimmt mit der MRAZEK'schen Form in der Bedornung des Außenastes überein, indem das 3. Glied an seiner Innenseite wie das 2. einen Dorn trägt (Fig. 7). Der Innenast ist jedoch kürzer und dicker als bei der letztgenannten Form und an den Seiten mit feinen Härchen versehen. — Der Innenast des 3. Fußpaares trägt an der Spitze seines Endgliedes nur eine große Borste, und das bei der Hauptform vorhandene kleine Börstchen fehlt oder ist durch mehr basal steckende Börstchen vertreten (Fig. 8). — Das 4. Fußpaar weicht von der Hauptart besonders dadurch ab, daß der Innenast eingliedrig ist (Fig. 9), indem sein Basalglied, das auch bei der Hauptart schwach ausgebildet ist, ganz fehlt. Im übrigen unterscheidet sich dieses Fußpaar von demjenigen der LILLJEBORG'schen Form dadurch, daß das 3. Glied des Außenastes am Innenrande keinen Seitendorn trägt, so daß hier also eine Übereinstimmung mit den Angaben MRAZEK's vorliegt. Eine Abweichung von den letztern besteht jedoch darin, daß der Außenrand desselben Gliedes statt zweier nur einen Dorn trägt. — Das 5. Fußpaar trägt einen kürzern innern Fortsatz des Basalgliedes, als es bei der Hauptart der Fall ist, und er erreicht nur die Mitte des Endgliedes (Fig. 10). Die Bewehrung ist im wesentlichen dieselbe wie bei der Hauptart, wenn auch kleinere Abweichungen vorkommen, welche am besten aus einem Vergleich zwischen meiner Abbildung und denen der beiden zitierten Forscher hervorgehen.

Die Größe beträgt etwa 0,7 mm ohne die Furcalborsten. Im Eiersacke des einzigen beobachteten eiertragenden Weibchens fanden sich 11 Eier.

Als wichtigste Erkennungsmerkmale dieser Varietät möchte ich die kurzen Furcalglieder, den eingliedrigen Innenast des 4. Fußpaares und den kurzen innern Fortsatz des 5. Fußpaares hervorheben.

Beschreibung des Männchens. Es stimmt in der allgemeinen Körperform mit dem Männchen der Hauptart überein, nur ist zu bemerken, daß die Kürze der Furcalglieder keine Abweichung von denjenigen des Weibchens darstellt, denn sie sind auch bei

diesem ungewöhnlich kurz. Ein Unterschied gegenüber dem Weibchen liegt dagegen in der größern Länge der Furcalborsten, die ebenso lang wie das ganze Abdomen sind. Das Analoperculum ist mehr abgerundet als beim Weibchen. Die Bewehrung der Hinterränder des 7.—10. Segments stimmt mit derjenigen des 6.—9. Segments des Weibchens überein (Fig. 11). Außerdem finden sich auf der Cuticula vor den Hinterrändern Querreihen von feinen Härchen.

Da die Antennen des 1. Paares zuvor nicht abgebildet worden, habe ich es in Fig. 12 getan. Der Seitenast derjenigen des 2. Paares trägt wie beim Weibchen nur 3 Börstchen.

Die Schwimmfüße unterscheiden sich auch beim Männchen in einigen Einzelheiten von den für die Hauptart angegebenen Verhältnissen. Das 1. Fußpaar, wofür sich keine besondern Angaben betreffs der Hauptart finden, weicht vom weiblichen Fuße nur dadurch ab, daß das Endglied des Innenastes an seiner Spitze 3 Börstchen trägt. — Das 2. Fußpaar zeigt gegenüber der Hauptart einen viel längern Innenast, der nur wenig kürzer als der Außenast ist, und zwar beruht dies auf einer starken Verlängerung des Endgliedes (Fig. 13). Auch trägt das 3. Glied des Außenastes an der Innenseite einen Dorn, der bei der Hauptart fehlen soll. — Am 3. Fußpaar (Fig. 14) ist der Innenast wie gewöhnlich dreigliedrig, aber der Fortsatz des 2. Gliedes ist länger als bei der von Mrazek beschriebenen Form und am freien Ende nicht gezähnelt. Die Stacheln der Außenränder der 1. und 2. Außenastglieder sind nur als kurze Dorne vorhanden. — Das 4. Fußpaar ist in Fig. 15 abgebildet. Im Gegensatz zum Weibchen ist der Innenast deutlich zweigliedrig. Auch im übrigen ist das Fußpaar dem der Hauptart ähnlich. — Das 5. Fußpaar (Fig. 11) ist im großen und ganzen dem von Mrazek abgebildeten ähnlich, nur habe ich wie Lilljeborg am innern Fortsatz des Basalgliedes nur 2 Borsten gesehen. Das rudimentäre 6. Fußpaar zeigt keine Abweichungen von der Hauptart.

Die Länge beträgt ohne die Furcalborsten 0,6 mm.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß die oben beschriebene Varietät mehrere Besonderheiten darbietet. Auch nach den Beschreibungen Lilljeborg's und Mrazek's zu urteilen, kann unsere Art innerhalb ziemlich weiter Grenzen variieren, denn diese beiden Forscher stimmen, wie aus dem Obigen ersichtlich ist, in manchen Punkten nicht überein. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die Lilljeborg'sche Form eine besondere Varietät darstellt, wie ja auch ihre Lebensweise eine andere ist. Sie lebt nämlich in ziemlicher

Tiefe größerer Seen, während die von Mrazek beschriebene Form in Bächen und Sumpfwiesen gefunden wurde.

In unsern Hochgebirgen fand ich sie nur in einem kleinen Sumpfe in der Birkenregion der Torne-Lappmark, nahe dem Flusse Abiskojokk. Die Hauptart ist in Böhmen, England, Schottland und Schweden gefunden worden.

44. *Canthocamptus brevipes* Sars.

Auch bei dieser Art habe ich Variationen in der Bewehrung der Füße, und zwar derjenigen des 4. Paares, gefunden. Schmeil [84] gibt an, daß „an einem, selten an beiden Füßen des 3. oder 4. Paares" der Innenrand des 3. Gliedes des Außenastes eine befiederte Borste trägt. Lilljeborg [48] hat eine solche nur an den Füßen des 4. Paares beobachtet und Mrazek [55] weder am 3. noch 4. Fußpaare. Meine Beobachtungen stimmen mit denen des letztgenannten Forschers überein. Jedoch habe ich beim Männchen bald eine solche Borste gesehen, bald auch nicht.

Diese Art, die in Schweden zuvor nur bei Upsala gefunden worden [48], habe ich nur in der Grauweidenregion Frostvikens gefunden, nämlich in einem sehr kleinen Tümpel und einem kleinen See im südlichen Väktar-Gebirge. Sonst ist sie aus Norwegen, Schottland, Deutschland[1]) und Böhmen bekannt.

Fam. *Centropagidae.*

45. *Diaptomus graciloides* Lilljeborg.

Die Farbe dieser Art ist gewöhnlich hellblau, nur selten sind die Antennen des 1. Paares oder möglicherweise auch der übrige Körper rötlich.

Sie wurde nur in der Torne-Lappmark gefunden, war aber hier sehr gemein und die einzig vorkommende Centropagide. Sie lebt sowohl in kleinen als in großen Gewässern und bis in die Flechtenregion hinauf, hier aber nur in kleinen Tümpeln, die verhältnismäßig lange eisfrei sind. Im übrigen Europa ist ihre Verbreitung hauptsächlich auf den Norden beschränkt. Im Süden kommt sie fast nur in besondern Varietäten vor.

---

1) Hier *Ophiocamptus sarsii* Mrazek genannt.

46. *Diaptomus laticeps* Sars.

Gewöhnlich ist das ganze Tier außer dem heller gefärbten 1. Cephalothoraxsegmente tiefblau. Bisweilen finden sich im Körper rote Öltropfen.

Diese seltene Art habe ich in einigen Seen der Birkenregion Frostvikens und im See Teusajaure derselben Region im nördlichsten Teile der Lule-Lappmark erbeutet. In den Seen der Nadelwaldregion in Frostviken war sie regelmäßig zu finden. Sonst ist sie in der Literatur nur aus Norwegen [72] und dem See Storsjön in Jämtland bekannt [24 p. 170, Sonderabdr. p. 118]. Außerdem finden sich im hiesigen Museum Exemplare aus mehreren Seen in Jämtland und dem südlichen Lappland.[1])

47. *Diaptomus laciniatus* Lilljeborg.

Gewöhnlich ist das ganze Tier orangerot mit rotbraunen Eiern, seltener ist der Körper hauptsächlich blau.

In den Sarekgebirgen und in Frostviken ist diese Art gemein sowohl in kleinen als in großen Gewässern der Grauweidenregion, dagegen ziemlich selten in der Birken- und Flechtenregion und zwar in der letztern nur in ihren untersten Teilen gefunden. Über ihr Vorkommen in Schweden ist bisher nichts veröffentlicht worden (im hiesigen Museum finden sich jedoch Exemplare aus einem Weiher des Gebirges Åreskutan in Jämtland), obwohl sie aus andern Gebieten des nördlichen Europa bekannt ist, nämlich Norwegen, der Halbinsel Kola, dem russischen Lappland und Schottland. Außerdem ist sie in Gebirgsgegenden Frankreichs, Deutschlands und der Schweiz gefunden worden.

48. *Diaptomus denticornis* Wierzejski.

Gewöhnlich ist das ganze Tier orangerot; bisweilen aber findet sich diese Farbe nur in einem Streifen längs des Rückens, und das Tier ist im übrigen bläulich. Die Eier sind braun.

In der Birkenregion der Sarekgebirge ist diese Art gemein sowohl in kleinen Weihern als Seen, und sie lebt auch in der obern

---

1) Die Angabe Nordqvist's über ihr Vorkommen in Finnland [59] beruht, wie dieser Verfasser selbst gezeigt hat [60, p. 7], auf einem Irrtum, ebenso die Angaben von Poppe [63, p. 499] und Zacharias [113, p. 219], über das Vorkommen bei Halle a. S. Siehe hierüber [24, p. 116].

Nadelwaldregion Frostvikens. Dagegen fehlt sie in den allerhöchsten Gebirgsgegenden. Außerhalb des nördlichen Skandinavien, wo sie auch zuvor gefunden ist, lebt sie in südlichern alpinen Gegenden.

49. *Heterocope saliens* (LILLJEBORG).

Die nordschwedischen Hochgebirgsexemplare dieses Tieres haben beim weiblichen Geschlechte etwas längere Antennen des 1. Paares, als gewöhnlich für die Art angegeben wird. Sie reichen zurückgelegt bis zur Basis oder bis zur Spitze der Furcaläste, während sie sonst nur bis zur Basis oder bis zum Ende des 2. Abdominalsegments reichen. Bei den Männchen sind die Antennen bald ebenso lang wie bei den Weibchen, bald überschreiten sie die von frühern Verfassern angegebene Länge nicht. Die Farbe der lebenden Tiere ist gewöhnlich im ganzen Cephalothorax, Abdomen und den Antennen des 1. Paares rotbraun, an den Beinen blau, selten sind auch der Rücken und das Abdomen blau. Bei Exemplaren aus sehr kleinen Gewässern ist die Farbe bisweilen sehr dunkel: schwarzbraun und schwarzblau.

Sie ist in Frostviken und den Sarekgebirgen in der Birkenregion ziemlich gemein und kommt auch in den untern Teilen der Grauweidenregion vor. Sie lebt sowohl in Seen wie in den kleinsten Sümpfen und Tümpeln. Man kennt sie zuvor aus dem See Mälaren im südlichen Schweden [42], aus dem nördlichen Schweden, woher das hiesige Museum Exemplare aus einigen Seen der subalpinen Nadelwaldregion in Härjedalen, Jämtland und Lappland besitzt, weiterhin aus Norwegen und sehr wenigen Lokalen der mittel-europäischen Ebene sowie aus einigen Seen südlicherer Gebirgsgegenden.

* * *

Die Verbreitung der einzelnen Arten in den verschiedenen Untersuchungsgebieten und Hochgebirgsregionen wird unten tabellarisch dargestellt. Zu der Tabelle mag indes bemerkt werden, daß sie nicht für jede Art ein zuverlässiges Bild ihres Vorkommens gibt. Abgesehen davon, daß ich natürlich kaum jemals alle Arten eines untersuchten Gewässers habe erbeuten können, eine Unvollständigkeit, die aber der Wahrheit des Gesamtbildes der Fauna nicht allzu großen Abbruch tun dürfte, sind für einige Arten sicher zu niedrige Ziffern angegeben worden. In erster Linie gilt dies von den *Canthocamptus*-Arten und den kleinern Lyncodaphniiden wie *Streblocerus*

Tabelle

über das Vorkommen der einzelnen Arten in den verschiedenen Hochgebirgsregionen und Untersuchungsgebieten.

Die Ziffern geben die Zahl der Gewässer an, in denen das betreffende Tier gefunden ist.

	Birkenregion				Grauweidenregion				Flechtenregion				Summa für alle Gebiete und Regionen
	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	
Phyllopoda													
1. *Polyartemia forcipata*	—	6	5	11	9	12	3	24	—	2	3	5	40
2. *Branchinecta paludosa*	—	—	—	—	—	1	1	2	—	5	—	5	7
3. *Lepidurus arcticus*	—	—	1	1	—	1	1	2	—	2	—	2	5
Cladocera													
4. *Sida crystallina*	4	7	—	11	3	1	—	4	—	—	—	—	15
5. *Holopedium gibberum*	7	10	8	25	8	13	4	25	—	1	—	1	51
6. *Daphnia pulex*	—	—	6	6	—	1	2	3	—	1	—	1	10
7a. „ *longispina var. rosea*	4	8	2	14	1	1	—	2	—	—	—	—	16
b. „ „ „ *abbreviata*	—	—	—	—	—	2	—	2	—	5	—	5	7
c. „ „ „ *frigidolimnetica*	—	—	1	1	—	1	—	1	—	3	2	5	7
d. „ „ *f. microcephala*													
e. „ „ *f. obtusifrons*	4	5	3	12	—	2	—	2	—	—	—	—	14
f. „ „ *f. galeata*													
g. „ „ *var. intermedia*	1	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	2
8. *Scapholeberis mucronata*	1	6	3	10	3	3	—	6	—	—	—	—	16
9. *Simocephalus vetulus*	—	3	3	6	—	—	—	—	—	—	—	—	6
10. *Ceriodaphnia quadrangula*	2	4	1	7	3	11	2	16	—	1	3	4	27
11a. *Bosmina obtusirostris* s. str.	5	11	14	30	8	31	7	46	—	5	8	13	
b. „ „ *f. arctica*	2	3	—	5	10	5	—	15	—	1	—	1	112
c. „ „ *var. lacustris*	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	
d. „ „ „ *nitida*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
12. *Ophryoxus gracilis*	3	10	1	14	2	3	—	5	—	—	—	—	19
13. *Lathonura rectirostris*	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
14. *Streblocerus serricaudatus*	1	—	1	2	1	1	—	2	—	—	—	—	4
15. *Acantholeberis curvirostris*	4	—	—	4	3	—	—	3	—	—	—	—	7
16. *Eurycercus lamellatus*	2	14	10	26	7	18	3	28	—	1	1	2	56
17. *Acroperus harpae*	6	11	10	27	14	16	4	34	—	3	5	8	69
18. *Alonopsis elongata*	10	8	4	22	22	21	3	46	—	3	4	7	75
19. *Lynceus quadrangularis*	—	—	2	2	—	—	1	1	—	—	—	—	3
20. „ *affinis*	5	7	2	14	2	7	—	9	—	—	—	—	23

	Birkenregion				Grauweidenregion				Flechtenregion				Summa für alle Gebiete und Regionen
	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	Frostviken	Sarekgebirge	Torne-Lappmark	Summa	
21. *Lynceus costatus*	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	1
22. „ *guttatus*	1	1	—	2	1	—	—	1	—	—	—	—	3
23. „ *intermedius*	—	—	2	2	1	—	—	1	—	—	—	—	3
24. *Leptorhynchus falcatus*	—	1	—	1	3	—	—	3	—	—	—	—	4
25. *Alonella excisa*	2	4	10	16	7	11	2	20	—	1	1	2	38
26. „ *exigua*	—	2	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	3
27. „ *nana*	2	2	7	11	6	1	1	8	—	—	2	2	21
28. *Peratacantha truncata*	1	—	—	1	2	—	—	2	—	—	—	—	3
29. *Chydorus sphaericus*	6	21	13	40	16	32	6	54	—	14	8	22	116
30. „ *piger*	2	—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	3
31. *Polyphemus pediculus*	5	17	16	38	15	26	3	44	—	2	1	3	85
32a. *Bythotrephes longimanus* s. str.	3	1	—	4	2	—	—	2	—	—	—	—	14
32b. „ „ *var. arctica*	—	5	1	6	—	2	—	2	—	—	—	—	
Copepoda													
33. *Cyclops gigas*	2	6	3	11	9	10	1	20	—	3	1	4	35
34. „ *viridis*													
35. „ *vernalis*	—	1	—	1	4	6	2	12	—	2	1	3	16
36. „ *robustus*	—	2	3	5	1	8	2	11	—	3	1	4	20
37. „ *strenuus*	—	1	1	2	—	3	—	3	1	2	—	3	8
38. „ *scutifer*	5	10	10	25	7	9	3	19	—	8	5	13	57
39. „ *serrulatus*	2	4	2	8	4	12	3	19	—	5	3	8	35
40. „ *macrurus*	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
41. *Canthocamptus arcticus*	1	—	4	5	3	2	—	5	—	—	1	1	11
42. „ *cuspidatus*	1	—	—	1	3	1	—	4	—	1	—	1	6
43. „ *schmeili var. lapponica*	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
44. „ *brevipes*	—	—	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	2
45. *Diaptomus graciloides*	—	—	11	11	—	—	—	—	—	—	3	3	14
46. „ *laticeps*	4	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	4
47. „ *laciniatus*	2	—	—	2	7	8	—	15	—	3	—	3	20
48. „ *denticornis*	—	9	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	9
49. *Heterocope saliens*	5	7	—	12	8	—	—	8	—	—	—	—	20

wegen ihrer verborgenen Lebensweise im Bodenschlamme der Gewässer, wodurch sie sicher manchmal dem Fangnetze entgangen sind. Auch betreffs der *Diaptomus*-Arten ist eine Bemerkung nötig. Die verschiedenen Arten dieser Gattung kommen nämlich nicht in allen Gegenden der Hochgebirge vor, sondern nur in gewissen kleinern oder größern Bezirken, und die eine Art scheint für die andere zu vikariieren. *D. graciloides* z. B. kommt nur in der Torne-Lappmark

vor, spielt aber hier eine weit größere Rolle, als man aus der Endsumme schließen könnte, da in dieser die drei Gebiete zusammengefaßt sind; usw. usw.

2. Gruppierung der Arten und Formen nach ihrem lokalen Auftreten.

Im vorhergehenden sind die Hochgebirgsgewässer auf drei Gruppen verteilt je nach ihrer Lage in der einen oder der andern der drei Hochgebirgsregionen. Diese Gruppierung ist jedoch ziemlich willkürlich, denn es ist keineswegs immer der Fall, daß die Gewässer einer und derselben Region in ihrem Tierleben einander ähnlicher sind als diejenigen zweier verschiedener Regionen. Sind doch, wie bei der Besprechung der allgemeinen Naturverhältnisse erörtert wurde, einander nahe gelegene Seen und kleine Gewässer oft sehr verschieden betreffs der Wärme des Wassers und der Eisbelegung. Auch sind auf andere Weise lokale Verhältnisse von beträchtlichem Einfluß.

Für die Zusammensetzung der Entomostrakenfauna eines Gewässers ist seine Temperatur gewiß in erster Linie maßgebend. Sie wird daher als Hauptgrund für die folgende Einteilung verwendet. Außerdem besitzt aber die pelagische Region der Seen, wo sie vorkommt, eine in andrer Weise zusammengesetzte Fauna als die Litoralzone und die kleinern Gewässer. Wie ich im folgenden (S. 108 ff.) näher zeigen werde, ist indessen der Unterschied in den Hochgebirgen viel schwächer ausgeprägt als in südlichern Ebenen.

Bevor wir auf die Gruppierung näher eingehen, mögen jedoch zwei Kategorien von Gewässern erwähnt werden, welche für das Folgende keine Bedeutung haben. Die eine besitzt gar keine Entomostrakenfauna. Diese Gewässer sind teils solche, die nur ausnahmsweise eine kurze Zeit nicht völlig mit Eis bedeckt sind. So traf ich 1901, als der Sommer ungewöhnlich früh eintrat und warm wurde, einige wenige hochgelegene, erst gegen Ende August oder Anfang September aufgetaute Weiher, die keine Entomostraken beherbergten. Zum Teil auch sind es von Schmelzwasser gebildete Pfützen, die sehr bald (nach 1—2 Wochen) wieder trocken werden. Die andere Kategorie ist an Entomostraken sehr arm und setzt sich aus solchen Seen zusammen, welche von Gletscherflüssen durchflossen werden und infolgedessen sehr schlammreich sind. Dahin gehört z. B. der ziemlich große See Laitaure am östlichen Rande der Sarekgebirge.

Betreffs der Temperatur und des Eisabschlusses der Gewässer der unten aufgestellten Gruppen verweise ich auf Kap. 1. Die Komponenten ihrer diesbezüglichen Fauna werden nach ihrer Frequenz geordnet aufgezählt, wobei also die charakteristischsten Formen die Reihe beginnen.

1. Seichte oder mitteltiefe Seen der Birkenregion, kleinere Gewässer der Birkenregion und die seichtesten und wärmsten im untern Teile der Grauweidenregion.

A. Die pelagische Region der größern Gewässer.

Bosmina obtusirostris s. str. und *f. arctica*
Holopedium gibberum
Cyclops scutifer
Diaptomus graciloides, denticornis und *laticeps*
Daphnia longispina Reihe *micro-cephala-galeata*
Heterocope saliens
Sida crystallina
Bythotrephes longimanus s. str.
Bosmina obtusirostris var. lacustris
Cyclops strenuus
Daphnia longispina var. intermedia
Diaptomus laciniatus
Lepidurus arcticus (Larven).

Die drei *Diaptomus: graciloides, denticornis* und *laticeps* habe ich gemeinsam besprochen, weil sie für einander vikariierend auftreten.

B. Die litorale Region der größern Gewässer und die kleinern Gewässer.

Chydorus sphaericus
Polyphemus pediculus
Bosmina obtusirostris s. str. und *f. arctica*
Eurycercus lamellatus
Acroperus harpae
Daphnia longispina var. rosea
Alonopsis elongata
Diaptomus graciloides und *denticornis*
Lynceus affinis
Polyartemia forcipata
Ophryoxus gracilis
Scapholeberis mucronata
Cyclops scutifer
Bythotrephes longimanus var. arctica
Ceriodaphnia quadrangula
Canthocamptus arcticus
Alonella excisa
Cyclops serrulatus
Cyclops viridis
Cyclops robustus
Cyclops vernalis
Holopedium gibberum
Heterocope saliens
Sida crystallina
Bythotrephes longimanus s. str.
Alonella nana
Daphnia pulex
Simocephalus vetulus
Alonella exigua
Streblocerus serricaudatus
Lynceus costatus
Lynceus guttatus
Lynceus quadrangularis
Peratacantha truncata
Canthocamptus brevipes
Canthocamptus cuspidatus
Diaptomus laciniatus
Lepidurus arcticus
Lynceus intermedius
Acantholeberis curvirostris
Lathonura rectirostris
Leptorhynchus falcatus
Cyclops macrurus
Canthocamptus schmeili var. lapponica
Cyclops gigas?

Ob *Cyclops gigas* hierher gehört, konnte wegen des Mangels an erwachsenen Exemplaren nicht sicher entschieden werden. *Diaptomus graciloides* und *denticornis* sind auch hier als vikariierend zusammengestellt. *Lepidurus arcticus* lebt nicht in den kleinern Gewässern und in den größern nur in einigen Metern Tiefe.

2. Tiefe Seen der Birkenregion (Torne-Träsk), Gewässer der Grauweidenregion [1]) (ausgenommen die kleinsten und wärmsten im untern Teile der Region), die kleinsten und wärmsten Gewässer der Flechtenregion.

A. Die pelagische Region der größern oder mittelgroßen Gewässer.

Bosmina obtusirostris s. str. und *f. arctica*
Cyclops scutifer
Holopedium gibberum
Diaptomus graciloides und *laciniatus*
Daphnia longispina var. frigido-limnetica
Daphnia longispina Reihe *micro-cephala-galeata*
Bythotrephes longimanus s. str.
Cyclops strenuus
Heterocope saliens
Sida crystallina
Lepidurus arcticus (Larven).

Diaptomus graciloides und *laciniatus* sind als für einander vikariierend zusammengestellt.

B. Die litorale Region der größern oder mittelgroßen Gewässer und die kleinern Gewässer.

Chydorus sphaericus
Polyphemus pediculus
Bosmina obtusirostris s. str. und *f. arctica*
Alonopsis elongata
Acroperus harpae var. frigida
Eurycercus lamellatus
Cyclops serrulatus
Alonella excisa
Polyartemia forcipata
Cyclops vernalis
Cyclops robustus
Diaptomus graciloides und *laciniatus*
Cyclops viridis oder *gigas*
Ceriodaphnia quadrangula
Branchinecta paludosa
Lynceus affinis
Cyclops scutifer
Canthocamptus arcticus
Holopedium gibberum
Daphnia longispina var. abbreviata
Canthocamptus cuspidatus
Alonella nana
Cyclops strenuus
Daphnia pulex
Heterocope saliens
Lepidurus arcticus
Canthocamptus brevipes
Bythotrephes longimanus var. arctica
Bosmina obtusirostris var. nitida
Ophryoxus gracilis
Streblocerus serricaudatus.

1) Größere Seen als von etwa 1 qkm Flächeninhalt sowie tiefe Seen habe ich in der Grauweidenregion nicht untersucht. Die pelagische Region solcher Gewässer wäre wahrscheinlich zu Gruppe 3 B zu rechnen.

Diaptomus graciloides und *laciniatus* sind auch hier als für einander vikariierende Arten zusammengestellt, *Cyclops viridis* und *gigas*, weil sie, wie zuvor bemerkt, nicht sicher unterschieden werden konnten. *Lepidurus arcticus* lebt auch hier nur in einiger Tiefe am Boden.

3. Die Gewässer der Flechtenregion, die wärmsten ausgenommen.

A. Die pelagische Region der größern Gewässer.

Cyclops scutifer
Cyclops strenuus
Daphnia longispina var. frigidolimnetica
Lepidurus arcticus (Larven).

Von ihnen kann nur *Cyclops scutifer* als für die Gruppe charakteristisch gelten, er lebt in jedem See und oft in großer Individuenzahl. Die drei übrigen dagegen wurden nur in vereinzelten Fällen angetroffen.

B. Die litorale Region der größern und die kleinern Gewässer.

Chydorus sphaericus
Cyclops scutifer
Cyclops serrulatus
Daphnia longispina var. abbreviata
Cyclops gigas
Acroperus harpae var. frigida
Cyclops strenuus
Cyclops vernalis
Cyclops robustus
Bosmina obtusirostris s. str.
Alonopsis elongata
Branchinecta paludosa
Lepidurus arcticus
Daphnia pulex
Canthocamptus sp.

Den *Canthocamptus* fand ich nur in jungen, nicht bestimmbaren Individuen.

Es ist möglich, daß in den pelagischen Regionen auch einige eigentlich litorale Arten tycholimnetisch vorkommen, jedenfalls spielen sie aber hier nur eine untergeordnete Rolle.

Wie aus dieser Gruppierung hervorgeht, sind die kältern Gewässer den wärmern gegenüber hauptsächlich durch ihre Armut an Arten ausgezeichnet. Die Gesellschaft der litoralen Formen setzt sich in Gruppe 1, die ja die günstigsten Bedingungen darbietet, aus 47 Tierformen zusammen, in Gruppe 2 aus 33 und in Gruppe 3 nur aus 15. Ebenso groß ist der relative Unterschied innerhalb der Gesellschaft der limnetischen Formen, für welche die entsprechenden Zahlen 16, 13 und 4 sind. Immerhin ist die Gesamtzahl von 16 Formen, welche die kältesten Gewässer beleben, wo das Wasser höchstens 2 Monate eisfrei ist und nur auf wenige Grade erwärmt wird, als eine gar nicht kleine zu bezeichnen.

Es gibt indes auch einige Formen, die den kältern Gewässern ganz eigen sind und nicht in den wärmern leben. Es sind dies erstens *Lepidurus arcticus* und *Branchinecta paludosa*. Ersterer lebt,

obwohl er auch in der Birkenregion gefunden ist, nur in sehr kaltem Wasser wie am Grunde der Seen und letztere nur in der Flechten- und Grauweidenregion. Weiterhin gehören hierher einige wenige Formen, die unter Anpassung an das Leben in kaltem Wasser aus Arten entstanden sind, welche in ihrer übrigen Verbreitung ein milderes Klima bevorzugen. Dies sind: *Daphnia longispina var. abbreviata* und *var. frigidolimnetica* und *Acroperus harpae var. frigida.*

Kapitel 3.

Tiergeographische Erörterungen.

1. Faunistisch-tiergeographische Vergleichungen mit andern Gebieten.

A. Vergleich mit dem südlichen Schweden.

Es ist verständlich, daß die klimatischen Verhältnisse unserer Hochgebirge einen großen Einfluß auf die Zusammensetzung der Fauna ausüben. Dieser Einfluß ist bei der soeben geschilderten Verteilung der Fauna auf verschiedene Gruppen von Gewässern erwähnt worden, und er tritt auch sehr deutlich hervor, wenn wir die Hochgebirgsfauna mit derjenigen des südlichen Schweden vergleichen. Man muß nämlich annehmen, daß der faunistische Unterschied zwischen diesen beiden Gebieten zum allergrößten Teile auf klimatischen Faktoren beruht, teils weil die Gebiete einander ziemlich nahe liegen, teils, und zwar hauptsächlich, weil auch im südlichen Schweden früher eine arktische Tierwelt gelebt hat, die wegen des Milderwerdens des Klimas einer neuen Platz machen mußte.

Die folgende Vergleichung betrifft, wie erwähnt, die Hochgebirge und das südliche Schweden. Ich sehe somit von den nördlichen subalpinen Nadelwaldregionen ganz ab, weil sie eine Mittelstellung einnehmen und eine Berücksichtigung ihrer Tierwelt in diesem Zusammenhange nur Verwirrung bringen würde. Ich will jedoch erwähnen, daß dieselben in vielen Hinsichten mit den Hochgebirgsregionen und andern arktischen Gebieten übereinstimmen, so betreffs des Auftretens von *Holopedium gibberum, Bythotrephes longimanus* s. str., *Cyclops scutifer, Canthocamptus arcticus, Diaptomus*

laticeps, *D. laciniatus*, *D. denticornis*, *Heterocope saliens* und *H. borealis*.[1])

Bei einem solchen Vergleich können wir uns auf wohlbekannte Tatsachen stützen, denn die diesbezügliche Fauna des südlichen Schweden ist, dank den vieljährigen Untersuchungen Lilljeborg's, sehr gründlich erforscht. Über die Phyllopoden, Cladoceren und von den Copepoden die Cyclopiden und Harpacticiden liegen von seiner Hand schon veröffentlichte Arbeiten vor [41, 45, 47, 48], und dank der Liebenswürdigkeit, womit er mir das Manuskript seiner vor vielen Jahren gehaltenen Vorlesungen über die Centropagiden zur Benutzung überließ, sowie auch durch Durchmusterung der Sammlungen des hiesigen zoologischen Museums ist es mir möglich geworden, eine gute Vorstellung vom Vorkommen dieser Tiere in Süd-Schweden zu erhalten.

Zunächst mögen einige Hochgebirgsarten besprochen werden, die im südlichen Schweden ganz fehlen oder wenigstens sehr selten sind. Zu diesen gehören erstens alle in den Hochgebirgen gefundenen Phyllopoden: *Polyartemia forcipata*, *Branchinecta paludosa* und *Lepidurus arcticus*. Sie gehören Gattungen an, die in Süd-Schweden gar nicht vertreten sind. Weiterhin unter den Copepoden die Centropagiden *Diaptomus denticornis*, *D. laciniatus*, *D. laticeps* und *Heterocope saliens*. Von diesen kommt nur die letztgenannte sehr spärlich in Süd-Schweden vor, nämlich im Mälarsee. Auch gehören hierher *Canthocamptus arcticus* und *C. cuspidatus*, ersterer einmal in Süd-Schweden gefunden.

Zu diesen gesellen sich einige Varietäten oder Formen von sonst in südlichern Gegenden lebenden Arten: *Daphnia longispina var. abbreviata*, *var. frigidolimnetica*, *f. microcephala* und *var. intermedia*, *Bosmina obtusirostris var. nitida* und *var. arctica* (welch letztere selten in Süd-Schweden ist), *Acroperus harpae var. frigida* und *Bythotrephes longimanus var. arctica*.

Dieser Kategorie kommen einige andere Arten nahe, die im Süden zwar nicht fehlen oder besonders selten sind, dort jedoch nur sporadisch vorkommen, dagegen in den Hochgebirgen (und der subalpinen Nadelwaldregion) ihre eigentliche Heimat haben. Es sind dies: *Holopedium gibberum*, *Bythotrephes longimanus s. str.* und *Cyclops scutifer*.

1) Syn. *H. weismanni* Imhof, welcher Name von den meisten neuern Verfassern gebraucht wird. Wie aber Sars [80] gezeigt hat, muß der alte Fischer'sche Name *borealis* beibehalten werden.

Mit diesen biologisch nahe verwandt und von ihnen nicht streng zu trennen sind solche Formen, die in Süd-Schweden zwar vorkommen und oft einigermaßen häufig sind, hier aber unter Bedingungen leben, die denen der Hochgebirge ähnlich sind, nämlich während der kalten Jahreszeit oder auch im kalten Grundwasser der Seen. Unter den erstgenannten Verhältnissen leben *Daphnia longispina f. obtusifrons* und *f. galeata* s. str.[1]), *Cyclops gigas*, *Cyclops strenuus* (die Frühlingsform) und, obgleich in weniger ausgesprochenem Grade, *C. vernalis*. Zu ihnen gehört auch nach Lilljeborg [47] *Cyclops kolensis*, der freilich in den Hochgebirgen noch nicht angetroffen, mit den soeben aufgezählten Arten in biologischer Hinsicht jedoch übereinstimmt, weil er auf der Halbinsel Kola und außerdem während des Winters und des Frühlings in süd-schwedischen Seen, oft am Grunde derselben, lebt. Auf dem Grunde der südlichen Seen leben auch *Cyclops gigas* und *Heterocope borealis*. Letztere habe ich freilich in den Hochgebirgen nicht gefunden, es ist aber sehr wahrscheinlich, daß sie hier vorkommt, denn sie ist, wie aus der Literatur und den Sammlungen des hiesigen Museums hervorgeht, in der subalpinen Nadelwaldregion Lapplands, im norwegischen Finnmarken sowie in vielen arktischen Gegenden gefunden worden.

Die eben besprochenen Tiere sind solche, die man wegen ihrer Bevorzugung des kalten Wassers als stenotherme Kaltwassertiere bezeichnet hat. Die übrigen, und somit die Mehrzahl der Hochgebirgs-Entomostraken, können unter sehr verschiedenartigen Existenzbedingungen gedeihen, sie sind eurytherm und kommen daher sowohl in wärmern als kältern Gegenden allgemein vor. Es gibt in Süd-Schweden auch eine dritte Gruppe, nämlich solche Arten, die nur in wärmerm Wasser leben, d. h. stenotherme Warmwassertiere. Zu dieser Gruppe, die somit in den Hochgebirgen nicht vertreten ist, gehören die meisten süd-schwedischen Arten, was daraus ersichtlich ist, daß von den 3 süd-schwedischen Phyllopoden gar keine, von den 93 Cladoceren nur 29 und unter den Copepoden von den 35 Cyclopiden 8, von den 16 Harpacticiden 3 und von den 9 Centropagiden[2]) nur 1, oder wenn wir *Heterocope borealis* mitrechnen, 2, ins Hoch-

1) Nur die kurzgehelmte Form, wie S. 19 bemerkt wurde.

2) Von diesen sind 3 (Arten der Gattungen *Eurytemora* und *Limnocalanus*) marine Relicte und können aus diesem Grunde in den Hochgebirgen nicht vorkommen.

gebirge hinaufsteigen. Eine Zwischenstufe zwischen diesen und den eurythermen Arten nehmen diejenigen Arten ein, die sehr spärlich oder nur ausnahmsweise in den Hochgebirgen vorkommen. Sie sind in der Tabelle S. 41—42 leicht aufzufinden. Es gibt in Süd-Schweden sogar 20 Gattungen und 3 Untergattungen, die in den Hochgebirgen keinen Vertreter haben, nämlich von den Phyllopoden die Gattungen *Apus* s. str., *Branchipus* s. str. und *Limnadia*, von den Cladoceren die Gattungen *Limnosida*, *Diaphanosoma*, *Latona* [1]), *Moina*, *Bunops*, *Ilyocryptus*, *Macrothrix* [1]), *Drepanothrix*, *Leydigia*, *Graptoleberis* [1]), *Monospilus*, *Anchistropus* und *Leptodora* [1]) nebst den Untergattungen *Hyalodaphnia* [1]) und *Cephaloxus* [1]) der Gattung *Daphnia*; weiterhin von den Copepoden *Iliophilus*, *Ectinosoma* [1]), *Eurytemora* [1]), *Limnocolanus* [1]) und die Untergattung *Nitocra* der Gattung *Canthocamptus*. Als marine Relicte stehen indes *Eurythemora* und *Limnocalanus* unter andern biologischen Gesichtspunkten als die übrigen.

Das Gesagte läßt sich folgendermaßen zusammenfassen: Dem südlichen Schweden gegenüber zeichnen sich die nordschwedischen Hochgebirge aus: positiv durch den Besitz von 3 Gattungen, 7 Arten und 6 Varietäten oder Formen, die in den erstgenannten Gegenden ganz fehlen, und durch das häufigere Vorkommen von 7 (möglicherweise 8) Arten und 4 Varietäten oder Formen; negativ durch das Fehlen von 20 Gattungen und der Mehrzahl der in Süd-Schweden lebenden Arten. Die in den Hochgebirgen ausschließlich oder hauptsächlich vorkommenden Formen sind stenotherme Kaltwassertiere.

B. Vergleich mit den mittel-europäischen Hochgebirgen.

Es läßt sich schon von vornherein annehmen, daß die nordschwedischen und die mittel-europäischen Hochgebirge faunistisch miteinander sehr nahe übereinstimmen. Denn beide bieten den Tieren ein ähnliches Klima und dazu kommt, daß beiden ihre Bewohner teilweise aus derselben Quelle zugeströmt sind, aus der während der Eiszeit in der mittel-europäischen Ebene lebenden Tierwelt. Es ist auch von andern Forschern, namentlich Zschokke [120, 121], die große Übereinstimmung zwischen den Alpen und dem nördlichen

1) In andern arktischen Gegenden vertreten.

Europa hervorgehoben worden, und noch größer wird dieselbe, wenn man statt des letztgenannten Gebietes seine Hochgebirge setzt. Zschokke hat in seiner ausgezeichneten Arbeit „Die Tierwelt der Hochgebirgsseen“ die mittel-europäischen Hochgebirge sehr eingehend besprochen, und aus derselben und Abhandlungen von Wierzejski [110, 111] sind die folgenden Angaben über diese Gegenden entlehnt.

Zschokke versteht unter „Hochgebirgen“ solche, die sich über 1500 m Meereshöhe erheben. Um Übereinstimmung in klimatischer Hinsicht mit unsern nord-schwedischen Hochgebirgen zu erhalten, wäre sicher diese untere Grenze höher zu setzen, denn betreffs der Temperatur- und Eisabschlußverhältnisse zeigen die auf 1500 m Höhe gelegenen mittel-europäischen Gewässer nicht so arktischen Charakter wie diejenigen der untern Birkenregiongrenze in Nordschweden. Weil indes die Angaben Zschokke's keinen sichern Anhaltspunkt für eine Aussonderung der untersten Gewässer geben, behalte ich die von ihm aufgestellte untere Grenze bei. Zwar werden dadurch einige südliche Arten mitgerechnet, die eigentlich nicht in Betracht zu ziehen wären, aber bei einem in groben Zügen ausgeführten Vergleich wie dem folgenden dürfte dies von keiner Bedeutung sein.

Weitere Schwierigkeiten bei dem Vergleich bietet die Synonymik einiger Arten. Nach dem Vorgange Schmeil's in seiner oben citierten Arbeit „Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden“ sind nämlich von Zschokke in *Cyclops strenuus* auch *C. scutifer*, in *C. vernalis* auch *C. robustus* und in *C. viridis* auch *C. gigas* mit einbegriffen, welche ich mit Sars und Lilljeborg als besondere Arten betrachte. Betreffs der erstgenannten beiden Arten scheinen nach Zschokke's Angaben [120, p. 146] beide in den Alpen vorzukommen, von den unter dem Namen *C. vernalis* aufgeführten beiden Arten, deren Selbständigkeit übrigens auch mir fraglich scheint, ist es nicht ersichtlich, ob die eine oder die andre oder sogar beide in den betreffenden Gegenden vorkommen, und dasselbe gilt von *C. viridis*. Im folgenden betrachte ich den Zschokke'schen *C. strenuus* als zwei, die beiden andern aber nur als je eine Art. Auch in einigen andern Fällen ist Zchokke's Nomenklatur von der meinigen verschieden, die Synonyme sind aber oben angegeben.

Als Typen für die mittel-europäischen Hochgebirge führe ich die Schweizer Alpen und die Hohe Tatra als die am meisten bekannten an. Hier sind von den betreffenden Tieren 66 Arten angetroffen

worden, in den nord-schwedischen Hochgebirgen deren 49. Die für die erstgenannten größere Zahl beruht sicher auf der soeben erwähnten zu niedrig gezogenen untern Grenze des Gebietes, und es scheint mir sogar, daß die nord-schwedischen Hochgebirgsgewässer etwas reicher belebt sind. ZSCHOKKE hat [120, p. 159] für verschiedene Gewässer vom Rhätikon, St. Gotthard und St. Bernhard die Zahl der in jedem einzelnen gefundenen Cladocerenarten angegeben. Diese beträgt für die untern Seen (1800—1900 m) nicht mehr als 6—7 und nimmt nach oben allmählich ab. In der Birkenregion habe ich oft 10—15, in der Grauweidenregion oft 10—13 und im untern Teile der Flechtenregion oft 5 und bisweilen 6 Cladocerenarten in demselben Gewässer gefunden. Auch sind die Cladoceren der nord-schwedischen Hochgebirge gleichmäßiger verteilt als diejenigen der Alpen. Von diesen sind 4 Gebiete untersucht, von denen die voneinander entferntesten (Alpen bei Briançon und Rhätikon) in einem gegenseitigen Abstand von ca. 350 km gelegen sind. Von den 3 in Nord-schweden untersuchten Gebieten liegen Frostviken und die Torne-Lappmark ca. 450 km voneinander entfernt. Die ungeachtet dieses größern Abstandes gleichmäßigere Verteilung in den letztgenannten ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

			In den Alpen	In d. nord-schwed. Hochgeb.
In	4	Gebieten kommen vor	4 | 5 (ca. 21 %) Arten	16 (ca. 55 %) Arten
„ nur	3	„ „ „	1 /	
„ „	2	„ „ „	9 (37,5 %) „	9 („ 31 %) „
„ „	1	„ „ „	10 („ 41 %) „	4 („ 14 %) „
			24 Arten	29 Arten

Den Gewässern der Ebene gegenüber ist kleinere Artenzahl für die mittel-europäischen und die nord-schwedischen Hochgebirgsgewässer ein gemeinsames Merkmal, und es sind mit wenigen Ausnahmen dieselben Gattungen und Arten der Ebene, welche beiden Hochgebirgsgebieten abgehen. Auch sind es teilweise dieselben Arten, die in beiden die häufigsten sind und der Fauna ihren auffallendsten Charakter geben, nämlich von den eurythermen Arten, nach ihrer Frequenz geordnet, die Cladoceren *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Acroperus harpae*, *Alonella excisa* und *Lynceus affinis*: die Cyclopiden *Cyclops serrulatus* und *C. viridis*. Tiergeographisch wichtiger sind indessen die stenothermen Kaltwasserbewohner *Cyclops scutifer*, *C. strenuus*, *C. vernalis*, *Diaptomus denticornis*, *Heterocope saliens*, *Canthocamptus cuspidatus* und *C. schmeili*.

Indessen besitzt jedes der beiden Gebiete, abgesehen von einigen nur spärlich auftretenden Arten, unter seinen allgemeinsten Arten

einige, die ihm eigen sind und dem andern abgehen. Für die mitteleuropäischen Hochgebirge sind deren folgende aufzuführen:

Macrothrix hirsuticornis Norman et Brady.
Bosmina coregoni Baird in der Tatra fehlend.
Bosmina longispina Leydig, in der Tatra fehlend.
Cyclops fimbriatus Fischer, in der Tatra fehlend.
Canthocamptus rhaeticus Schmeil, in der Tatra fehlend.
Canthocamptus zschokkei Schmeil, in der Tatra fehlend.
Canthocamptus tatricus v. Daday, nur in der Tatra gefunden.
Diaptomus gracilis Sars.
Diaptomus bacillifer Kölbel.
Diaptomus tatricus Wierzejski, nur in der Tatra gefunden.

Dieses Verhältnis ist in manchen Punkten schwierig zu erklären. *Macrothrix hirsuticornis* ist in Grönland und Spitzbergen, *Cyclops fimbriatus* in Grönland, *Diaptomus bacillifer* im nördlichsten Sibirien und auf den neu-sibirischen Inseln und *D. gracilis* auf der Halbinsel Kola gefunden worden, also in nördlichen Gegenden, deren Klima mit dem der schwedischen Hochgebirge übereinstimmt, und ihr Fehlen in diesen überrascht daher. Bezüglich der beiden *Diaptomus*-Arten muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Arten dieser Gattung einander oft bezüglich ihres Vorkommens ausschließen, was ich schon früher bemerkt und auch andere Forscher beobachtet haben. Die beiden *Canthocamptus*-Arten kommen zwar auch in Schottland vor, hier leben sie aber durchaus nicht unter dem kalten Klima der nord-schwedischen Hochgebirge, und es ist daher möglich, daß sie eigentlich südlichere Formen sind, die in Süd-Europa ein höheres Alter besitzen, im Norden dagegen verhältnismäßig spät eingewandert sind und nicht Zeit genug gehabt haben, um sich hier arktischen Lebensbedingungen anzupassen. Jedoch wissen wir von der Verbreitung der *Canthocamptus*-Arten überhaupt so wenig, daß bestimmte Schlüsse nicht zulässig sind. *Diaptomus tatricus* ist noch nicht außerhalb der Tatra und der Karpathen angetroffen worden, er ist wahrscheinlich eine in diesem Gebiete endemische Art.

Andrerseits besitzen auch die nord-schwedischen Hochgebirge einige für sie charakteristische Arten, die in den südlichen fehlen oder wenigstens in den Alpen sehr selten sind. Hierbei verhalten sich indes die Alpen und die Hohe Tatra etwas verschieden, indem letztere einen mehr nordischen Charakter zeigt, was aus folgendem Verzeichnis der betreffenden Arten hervorgeht.

Polyartemia forcipata, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Branchinecta paludosa, fehlt in den Alpen, in der Tatra gefunden.

Lepidurus arcticus, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Holopedium gibberum, sehr selten in den Alpen, häufiger in der Tatra.
Daphnia longispina, Reihe *microcephala-galeata*[1]), fehlt in den Alpen und der Tatra.
Bosmina obtusirostris, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Eurycercus lamellatus, selten in den Alpen, gemein in der Tatra.
Alonopsis elongata, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Polyphemus pediculus, fehlt in den Alpen, gemein in der Tatra.
Bythotrephes longimanus, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Canthocamptus arcticus, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Diaptomus graciloides, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Diaptomus laciniatus, fehlt in den Alpen und der Tatra.
Diaptomus laticeps, fehlt in den Alpen und der Tatra.

Von diesen Arten kann man einige zusammenstellen, deren nördliche Verbreitung leicht zu erklären ist. Es sind solche, die allem Anscheine nach niemals in Mittel-Europa gelebt haben, sondern ihre gegenwärtigen Wohnorte von Nordosten her erreicht und noch nicht Zeit genug gehabt haben, um in die mittel-europäischen Hochgebirgsregionen, wenigstens die der Alpen, emporzusteigen, oder sie können vielleicht die mittel-europäische Ebene wegen biologischer Eigenheiten nicht überschreiten. Zu dieser Gruppe gehört *Polyartemia forcipata*, wahrscheinlich auch *Bosmina obtusirostris* und *Polyphemus pediculus*. Ich werde S. 78 diese Gruppe näher erörtern.

Man könnte vielleicht geneigt sein, dieselbe Hypothese auch für den exklusiv nördlichen *Lepidurus arcticus* anzunehmen. Allein es verhält sich mit dieser Art nicht so, denn sie ist von Nathorst [58 p. 7] in Schonen und von Steenstrup [92 p. 148] in Dänemark subfossil zusammen mit arktischen Pflanzenresten gefunden worden, sie muß also schon während der Eiszeit in Mittel-Europa gelebt haben. Sie stimmt in dieser Hinsicht mit *Branchinecta paludosa* überein, welche auch in der Tatra von v. Daday [12] und Wierzejski [111] gefunden wurde und wohl hier sicher als Relict der ehemaligen Glacialfauna zu betrachten ist. Warum die beiden Arten die Alpen nicht erreicht haben, werde ich später (S. 76—77) zu erklären versuchen.

Wie die erstgenannte Kategorie sind vielleicht auch *Alonopsis elongata* und *Eurycercus lamellatus* in Nord-Europa älter als in den

1) Da ich für die *D. hyalina* des einzigen bei Zschokke angegebenen Fundortes nicht habe ermitteln können, ob sie zu der genannten Reihe gehört, muß ich sie hier ausschließen. — In der Tabelle S. 163 führt derselbe Verfasser *D. galeata* unter den exklusiv südlichen Cladoceren auf, was auf einem Irrtum beruht.

südlichen Gegenden. Auch diese sind, obwohl sie im Süden nicht fehlen, hauptsächlich im Norden heimisch und zwar hier sehr häufig auch unter dem relativ warmen Klima des südlichen Schweden. Südlich von Europa sind sie aber nicht gefunden worden. Wollte man annehmen, sie hätten schon während der Eiszeit in Mittel-Europa gelebt, so steht ihr Fehlen in den Hochalpen unerklärt da, denn sie sind im Norden so gemein und scheinen hier den subglacialen Existenzbedingungen so genau angepaßt, daß ihnen die Hochalpen notwendig hätten zusagen müssen. Wahrscheinlich ist im Süden ihr Vorkommen mit einer Umänderung ihrer biologischen Eigenschaften enge verknüpft, so daß sie ihre Fähigkeit, unter arktischen Bedingungen zu leben, eingebüßt haben. Wenigstens kann ich keine andere Erklärung finden. Doch stehen wir bei der Besprechung dieser Frage auf so unsicherm Grunde, daß eine Entscheidung nicht möglich ist.

Diaptomus laticeps und *Canthocamptus arcticus* sind nicht außerhalb der skandinavischen Halbinsel gefunden worden. Ersterer ist wahrscheinlich eine hier endemische Art.

Was die übrigen Arten betrifft, *Daphnia longispina* Reihe *microcephala-galeata, Holopedium gibberum, Bythotrephes longimanus, Diaptomus laciniatus* und *D. graciloides*, denen auch *Heterocope borealis* angefügt werden kann (s. S. 49), so sind die Ursachen ihres Fehlens in den Alpen schwerer verständlich. Sie bilden eine Gruppe von limnetischen Arten, die für die subalpinen Alpenseen charakteristisch sind, jedoch nicht in das eigentliche Hochgebirge hinaufsteigen. In den Pyrenäen ist indes *D. laciniatus* in großer Höhe gefunden worden. Es ist auch die Ansicht der Schweizer Forscher, daß diese Art in ihrer Verbreitung vom Glacialphänomen abhängig ist. Daß dies auch für die übrigen gilt, möglicherweise mit Ausnahme von der Daphnie, geht daraus hervor, daß sie in Nord-Schweden äußerst gemein sind, in Mittel-Europa in der Ebene nur sporadisch auftreten (gilt nicht von der Daphnie), um dann aber in den Gebirgen wieder häufiger zu werden.

Ein zusammenfassender Vergleich mit den mittel-europäischen Hochgebirgen wird auch S. 70—71 gegeben.

C. Vergleich mit andern arktischen Gebieten.

Es sind während der letzten Jahrzehnte viele Arbeiten erschienen, die über die Entomostrakenfauna der arktischen Gebiete berichten. Die Verfasser sind: Fischer [17], de Guerne u. Richard

[24, 26, 29], Lilljeborg [41, 43—49], Linko [51], Murdoch [57], Packard [62], Richard [64, 68, 69], Sars [77—80], Scott [88], Vanhöffen [99] und Wesenberg-Lund [106]. Die gelieferten Angaben beziehen sich auf folgende Länder: arktisches Nordamerika, Grönland, Island, Spitzbergen, Jan Mayen, die Bäreninsel, Finnmarken, die russische Eismeerküste (insbesondere die Halbinsel Kola), Novaja Semlja, Waigatsch, die Taimyr-Halbinsel und das Jenisej-Gebiet im nördlichen West-Sibirien, das Jana-Gebiet im nördlichen Ost-Sibirien, die neusibirischen Inseln und die Beringinsel unter den Kommandeurinseln, somit verschiedene Teile aus allen arktischen Gegenden. Vom arktischen Nordamerika kennen wir indes nur die Phyllopodenfauna, und ich lasse es daher in den folgenden Darlegungen beiseite. Von den übrigen ist zwar Island nicht in allen Teilen und vielleicht auch nicht die Beringinsel durch ein arktisches Klima ausgezeichnet, da aber alle die auf diesen Inseln gefundenen Arten auch in andern arktischen Gebieten angetroffen sind, wird unsere Kenntnis von der Verbreitung der arktischen Arten durch die Berücksichtigung dieser beiden Inseln nur vervollständigt.

Die Verbreitung habe ich tabellarisch dargestellt (S. 57—60), wobei auch die nord-schwedischen Hochgebirge (als Typus für die ganze skandinavische Hochgebirgskette) mit besprochen werden. Die einzelnen Kolumnen sind nach der geographischen Lage der darin aufgeführten Gebiete geordnet.

Orientieren wir uns zunächst über die Charakteristica der arktischen Fauna der temperierten gegenüber.

Hierbei spielen die Phyllopoden die hervorragendste Rolle. In tiergeographischer Hinsicht ist diese Entomostrakengruppe sehr bemerkenswert, denn ihre Arten lassen sich in natürlicher Weise zu einer arktischen und einer nicht-arktischen Gruppe zusammenstellen. Zur erstgenannten gehören die in der Tabelle besprochenen Arten mit Ausnahme von *Limnetis brachyura* [1]), welche an verschiedenen Orten des mittlern Europa gefunden worden ist, *Artemia gracilis*, die auch in temperierten Teilen des nördlichen Amerika lebt, und *Lepidurus macrurus*, der in den Steppen des mittlern Asien neuerdings gefunden wurde. Die übrigen und außerdem die im arktischen Alaska lebende *Polyartemia hazeni* Murdoch, zusammen 7 Arten, sind rein arktisch (zum arktischen Gebiete rechne ich, wie im folgenden

1) Die Autoren für die einzelnen Arten sind in der Tabelle S. 57—60 zu finden.

Tabelle

über die Verbreitung der Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden in den Binnengewässern arktischer Gegenden.

Soweit es ermittelt werden konnte, ist das häufigere oder spärlichere Vorkommen mit ⨯⨯ resp. ⨯ bezeichnet worden.

	Grönland	Spitzbergen, Jan Mayen, Bären-Insel, Franz Josef-Land	Island	Skandinav. Hochgebirge	Halbinsel Kola, Ost-Finnmarken	Nördl. West-Sibirien, Nowaja Semlja, Waigatsch, ost-russische Eismeerküste	Nördl. Ost-Sibirien (Jana-Gebiet, Neusibirische Inseln), Bering-Insel
Phyllopoda							
Polyartemia forcipata Fischer				⨯⨯	⨯⨯	⨯	⨯⨯
Artemia gracilis Verrill	⨯						
Artemiopsis bungei Sars							⨯
Branchinecta paludosa (O. F. Müller)	⨯⨯			⨯	⨯⨯	⨯	⨯⨯
Branchiopsyllus tolli Sars							⨯
Chirocephalus claviger (Fischer)						⨯	
Lepidurus arcticus (Pallas)	⨯⨯	⨯⨯		⨯		⨯⨯	⨯
„ *macrurus* Lillj.						⨯⨯	⨯⨯
Limnetis brachyura (O. F. Müller)						⨯⨯	⨯⨯
Cladocera							
Sida crystallina (O. F. Müller)			⨯	⨯		⨯	
Latona glacialis Wesenb.-Lund	⨯						
Holopedium gibberum Zaddach	⨯⨯		⨯	⨯⨯	⨯⨯		
Daphnia magna Straus	⨯				⨯		
„ *atkinsoni* Baird. *var. Bolivari*[1]) Richard	⨯						
„ *pulex* de Geer	⨯⨯	⨯	⨯	⨯			
„ *longispina* O. F. Müller	⨯⨯	⨯	⨯	⨯⨯	⨯⨯	⨯⨯	⨯⨯
„ *cucullata* Sars							⨯
„ *cristata* Sars					⨯⨯		
Scapholeberis mucronata (O. F. Müller)	⨯		⨯	⨯			
Simocephalus vetulus O. F. Müller	⨯		⨯	⨯	⨯	⨯	⨯
„ *vetuloides* Sars			⨯				⨯
„ *sibiricus* Sars							⨯

1) Mit dieser ist nach Richard [66, p. 202] eine von Wesenberg-Lund [106] als *D. crassispina n. sp.* aufgestellte grönländische Daphnie identisch.

	Grönland	Spitzbergen, Jan Mayen, Bären-Insel, Franz Josef-Land	Island	Skandinav. Hochgebirge	Halbinsel Kola, Ost-Finnmarken	Nördl. West-Sibirien, Nowaja Semlja, Waigatsch, ost-russische Eismeerküste	Nördl. Ost-Sibirien (Jana-Gebiet, Neusibirische Inseln), Bering-Insel
Simocephalus exspinosus (KOCH)	×						
Ceriodaphnia quadrangula (O. F. MÜLLER)	×			×	××		
„ *pulchella* SARS							
Bosmina obtusirostris SARS	××		××	××	××	××	×
Ophryoxus gracilis SARS	××			××	××		
Macrothrix rosea (JURINE)	××						
„ *hirsuticornis* NORMAN u. BRADY	×	××			×		
Lathonura rectirostris (O. F. MÜLLER)				××		×	
Streblocerus serricaudatus (FISCHER)							
Acantholeberis curvirostris (O. F. MÜLLER)				××	×××		××
Eurycercus lamellatus (O. F. MÜLLER)	?		×	××			
„ *glacialis* LILLJEBORG	××				×××	×××	
Acroperus harpae BAIRD	××		×	××			
„ *neglectus* LILLJEBORG					×××	×××	
„ *angustatus* SARS	×						
Alonopsis elongata SARS				××	×××		
Lynceus quadrangularis O. F. MÜLLER				×××			
„ *affinis* LEYDIG	×		××		×	×	×
„ *costatus* (SARS)				×××			
„ *guttatus* (SARS)		×		×××			
„ *intermedius* (SARS)				×××			
Leptorhynchus falcatus (SARS)				×××			
Graptoleberis testudinaria (FISCHER)	×		×				
Alonella exigua (LILLJEBORG)	?			×××			
„ *excisa* (FISCHER)	××		××			×	
„ *nana* (BAIRD)	××		××	××			
Peratacantha truncata (O. F. MÜLLER)				×××			
Pleuroxus trigonellus (O. F. MÜLLER)					××		
Chydorus sphaericus (O. F. MÜLLER)	××	××	××	××	××	××	××
„ *globosus* BAIRD						××	
„ *piger* SARS				××			
Polyphemus pediculus (LINNÉ)	××		×	××	××	×	×
Bythotrephes longimanus LEYDIG				××	×××		
„ *cederströmi* SCHÖDLER				?			
Leptodora kindti (FOCKE)					×××	×	

Copepoda

Cyclops gigas CLAUS	×	×?	×××	×××	×××	×?	×××
„ *viridis* (JURINE)				×××			×××
„ *robustus* SARS				×××	×		
„ *vernalis* FISCHER				×××			×××

	Grönland	Spitzbergen, Jan Mayen, Bären-Insel, Franz Josef-Land	Island	Skandinav. Hochgebirge	Halbinsel Kola, Ost-Finnmarken	Nördl. West-Sibirien, Nowaja Semlja, Waigatsch, ost-russische Eismeerküste	Nördl. Ost-Sibirien (Jana-Gebiet, Neusibirische Inseln), Bering-Insel
Cyclops bisetosus Rehberg							×
„ *brucei* Scott		×					
„ *kolensis* Lilljeborg					×		
„ *vicinus* Uljanin		×		×			
„ *strenuus* Fischer	×		×				
„ *scutifer* Sars	×	×	×	×	×		×
„ *leuckarti* Claus							×
„ *fuscus* (Jurine)			×			×	
„ *albidus* (Jurine)							×
„ *capillatus* Sars					×		
„ *serrulatus* Fischer			×	×			×
„ *macrurus* Sars				×			
„ *macruroides* Lilljeborg					×	×	
„ *fimbriatus* Fischer	×		×				
Canthocamptus minutus Claus							×
„ *arcticus* Lilljeborg				×			
„ *cuspidatus* Schmeil				×			
„ *duthiei* (Scott)						×	
„ *glacialis* Lilljeborg						×	
„ *nordenskiöldi* Lilljeborg						×	
„ *similis* Lilljeborg						×	
„ *schmeili* Mrazek				×			
„ *insignipes* Lilljeborg					×	×	
„ *brevipes* Sars				×			
Mesochra brucei Richard		×					
Maraenobiotus vejdovskyi Mrazek		×					
Danielssenia sibirica Sars							×
Ectinosoma curticornis Boeck							×
Diaptomus gracilis Sars					×		
„ *graciloides* Lilljeborg				×	×	×	
„ *minutus* Lilljeborg	×		×				
„ *bacillifer* Kölbel					×		×
„ *laticeps* Sars				×			
„ *laciniatus* Lilljeborg				×	×		
„ *glacialis* Lilljeborg			×			×	
„ *mirus* Lilljeborg						×	
„ *lobatus* Lilljeborg						×	
„ *amblyodon* Marenzeller						×	
„ *théeli* Lilljeborg						×	×
„ *denticornis* Wierzejski				×			
„ *angustilobus* Sars							×
„ *ambiguus* Lilljeborg							×

	Grönland	Spitzbergen, Jan Mayen, Bären-Insel, Franz Josef-Land	Island	Skandinav. Hochgebirge	Halbinsel Kola, Ost-Finnmarken	Nördl. West-Sibirien, Nowaja Semlja, Waigatsch, ost-russische Eismeerküste	Nördl. Ost-Sibirien (Jana-Gebiet, Neu-sibirische Inseln), Bering-Insel
Diaptomus wierzejskii[1]) RICHARD					×		
Heterocope borealis FISCHER					×	×	×
„ *salieus* (LILLJEBORG)				×			×
„ *appendiculata* SARS					×	×	
Limnocalanus grimaldi DE GUERNE							×
Eurytemora gracilis (SARS)							×
Drepanopus bungei SARS							×

näher begründet werden wird, auch die skandinavischen Hochgebirge), nur eine von ihnen, *Branchinecta paludosa*, ist in Mittel-Europa gefunden worden, aber unter arktischen Existenzbedingungen, nämlich in den Hochgebirgsregionen der Hohen Tatra. PACKARD [62, p. 338] erwähnt eine Art derselben Gattung, *B. coloradensis*, die in den Hochgebirgen Colorados auf 12000 Fuß Höhe gefunden wurde, die aber nach WESENBERG-LUND [106, p. 103] mit *B. paludosa* identisch ist. Unter den genannten Phyllopoden finden sich auch 3 Gattungen, die ausschließlich arktisch sind, *Polyartemia*, welche die einzige Gattung der Familie *Polyartemiidae* ist, *Artemiopsis* und *Branchiopsyllus*. Umgekehrt gibt es auch viele Arten und einige Gattungen, die in arktischen Gegenden ganz fehlen, und sogar eine der drei Hauptgruppen, *Phyllopoda chonchostraca*, meidet fast gänzlich die arktische Region. Die einzige Art, welche hier zu finden ist, ist die erwähnte *Limnetis brachyura*, die aber auch in mildern Gegenden (Rußland, Dänemark, Preußen, Galizien) lebt.

Nächst den Phyllopoden sind die Centropagidengattungen *Diaptomus* und *Heterocope* tiergeographisch interessant. Folgende Arten sind ausschließlich arktisch (oder subarktisch): *Diaptomus glacialis*, *mirus*, *angustilobus*, *laticeps* und *ambiguus*, und andere, die auch in südlichern Gegenden vorkommen, leben hier, wenigstens gewöhnlicherweise, unter arktischen Bedingungen, sie sind mit andern

1) Mit dieser Art ist nach SCHMEIL [85] *D. serricornis* LILLJEBORG identisch, für den das Vorkommen auf der Halbinsel Kola angegeben wird.

Worten stenotherme Kaltwasserbewohner. Es sind dies: *Diaptomus bacillifer, laciniatus, denticornis, Heterocope borealis, saliens* und *appendiculata.* Ihre südliche Verbreitung ist hauptsächlich alpin.

Zu einer andern biologischen Gruppe gehören die beiden übrigen Centropagiden *Limnocalanus grimaldi* und *Eurytemora gracilis*, die Calanide *Drepanopus bungei* und die beiden Harpacticiden *Danielssenia sibirica* und *Ectinosoma curticornis.* Sie sind alle eigentlich marine Arten, die nur im untern Laufe des Jana-Flusses gefunden worden sind, vielleicht, wie Sars [80] bemerkt, in nicht völlig süßem Wasser. Eine nicht bestimmbare *Eurytemora*-Art [1]) wurde jedoch in einem Binnensee angetroffen. Obgleich diese Tiere nur an Stellen vorkommen, die mit dem Meere in Verbindung stehen oder gestanden haben, ist es doch sehr möglich, daß das arktische Klima hierbei nicht ohne Einfluß ist. Denn durch die Verminderung des Salzgehalts des Meerwassers infolge der schmelzenden Schnee- und Eismassen wird, wie schon de Guerne u. Richard [25, 24, p. 167] hervorgehoben haben, die Forderung an die arktischen Meerestiere gestellt, Schwankungen im Salzgehalte vertragen zu können, oder, wie man sich auch ausgedrückt hat, sie sind euryhalin, und es wird ihnen dadurch leichter, sich ganz süßem Wasser anzupassen. Es ist für diese Frage interessant, daß auch viele der in Skandinavien, Finnland und Norddeutschland lebenden marinen Relicte sich als ursprünglich arktische Tiere erwiesen haben.

Die eigentlichen Süßwasser-Harpacticiden sind für tiergeographische Schlüsse weniger verwertbar, obgleich mehrere von ihnen bisher nur im arktischen Gebiete gefunden worden sind, denn wie schon mehrmals erwähnt worden, ist ihre Verbreitung nicht genügend bekannt. Immerhin mögen einige Angaben Platz finden. Ausschließlich in arktischen Gegenden gefunden sind *Canthocamptus glacialis, nordenskiöldi, similis, insignipes* und *Mesochra brucei;* stenotherme Kaltwasserbewohner, nach den spärlichen Angaben, die wir davon besitzen, sind außerdem *Canthocamptus arcticus, cuspidatus, schmeili* und *brevipes.*

Unter den Cyclopiden sind es verhältnismäßig wenige, die nicht eurytherm und kosmopolitisch sind, und es ist nur eine ausschließlich arktische gefunden worden, nämlich *Cyclops brucei* aus Franz-Joseph-Land. Jedoch gibt es einige, die in mehr oder weniger ausgeprägtem Grade als stenotherme Kaltwassertiere bezeichnet

1) Sars stellt sie zur synonymen Gattung *Temorella.*

werden können, nämlich *C. gigas, vernalis, strenuus, scutifer, kolensis* und *capillatus*. Nur mit Vorsicht ist indes die Verbreitung dieser Cyclopiden als Grundlage für tiergeographische Folgerungen zu verwenden.

Dasselbe gilt im allgemeinen von den Cladoceren. Unter ihnen finden sich jedoch einige mit exklusiv arktischer Verbreitung: *Latona glacialis, Simocephalus vetuloides, S. sibiricus*[1]) und *Eurycercus glacialis*. Andere sind, obgleich nicht sehr ausgesprochen, Kaltwasserbewohner, nämlich *Holopedium gibberum, Macrothrix hirsuticornis, Bythotrephes longimanus* und *B. cederströmi*, jedoch mag von der erstgenannten und den beiden letzten bemerkt werden, daß sie für die arktische Zone nur wenig charakteristisch sind, weil sie in derselben nur eine beschränkte Verbreitung haben und mehr die kältern Gewässer Europas und, was *Holopedium* betrifft, auch die Nordamerikas kennzeichnen. *Bosmina obtusirostris* hat an dem Sondergepräge der arktischen Fauna einen viel größern Anteil, obgleich sie in andern nördlichen Gegenden ziemlich eurytherm ist; dasselbe gilt auch von *Polyphemus pediculus*.

Wenn wir die in der Tabelle nicht aufgeführte, in Alaska lebende *Polyartemia hazeni* mitrechnen, sind in arktischen Binnengewässern (die skandinavischen Hochgebirge mitgerechnet) 111 Arten gefunden worden, nämlich 10 Phyllopoden, 48 Cladoceren und 53 Copepoden. Von ihnen sind 6 Phyllopoden, 4 Cladoceren und 16 Copepoden (unter ihnen 5 ursprünglich marine) ausschließlich arktisch, und noch 1 Phyllopode, 6 Cladoceren und 16 Copepoden sind in ihrem außerarktischen Vorkommen stenotherme Kaltwasserbewohner oder wenigstens streng nördlich. Es sind somit im ganzen 49 Arten oder fast die Hälfte der Gesamtzahl, die in ihrer Verbreitung von arktischen Lebensbedingungen abhängig sind. Die übrigen, nämlich die Mehrzahl der Cladoceren und Cyclopiden, einige wenige Harpacticiden und Centropagiden und 3 Phyllopoden, sind von arktischen Lebensbedingungen ganz unabhängig und können daher zu einer Charakteristik der arktischen Gegenden nur in zweiter Linie verwendet werden.

Nach dieser tiergeographischen Bewertung der verschiedenen Arten können wir einen nähern Vergleich zwischen den skandinavischen Hochgebirgen und den übrigen arktischen Gebieten anstellen. Wir können dazu beispielsweise das angrenzende östliche Gebiet

1) Möglicherweise ist jedoch eine von LINKO [51] aus Estland beschriebene Form mit dieser Art identisch.

wählen. Das Resultat wird am besten durch folgende Tabelle veranschaulicht. Gruppe 1 umfaßt dabei ausschließlich arktische Arten, Gruppe 2 die übrigen stenothermen Kaltwassertiere, Gruppe 3 die eurythermen Arten. Die Ziffern geben die Zahl der Arten an.

	Die skandinavischen Hochgebirge			Nördl. West-Sibirien, Novaja Semlja, Waigatsch, Halbinsel Kola		
	Gr. 1	Gr. 2	Gr. 3	Gr. 1	Gr. 2	Gr. 3
Phyllopoden	2	1		2	1	1
Cladoceren		4 (5?)	25	1	5	19
Copepoden	1	11	5	7	7 (8?)	9 (8?)
Summa	3	16 (17?)	30	10	13 (14?)	29 (28?)
	19 (20?)			23 (24?)		

Alle Arten der Gruppe 1 und die allermeisten der Gruppe 2 in Skandinavien sind beiden Gebieten gemeinsam. Es sei bemerkt, daß die höhere Zahl der Gruppe 1 in Sibirien etc. zum Teil sehr wohl auf unsrer mangelhaften Kenntnis der Verbreitung der betreffenden Arten beruhen kann, indem einige von ihnen wahrscheinlich auch die südlichern Teile Sibiriens bewohnen. Auch enthält Gruppe 2 in den skandinavischen Hochgebirgen mehr Arten als in West-Sibirien etc. Jedenfalls steht die nahe Zusammengehörigkeit der beiden Gebiete außer Zweifel, besonders wenn wir noch der vielen ihnen gemeinsam abgehenden südlichen Gattungen und Arten gedenken.

Auch bezüglich der Entomostrakenfauna sind also, was für die höhere Tier- und Pflanzenwelt ja schon festgestellt ist, die skandinavischen Hochgebirge ein Teil der arktischen Region. Daher sind die in denselben lebenden arktischen Arten hier nicht als Relicte zu bezeichnen, sondern sie leben hier unter ebenso günstigen und ursprünglichen Existenzbedingungen wie in den übrigen arktischen Gebieten.

Vielleicht möchte auf den ersten Blick hin diese Schlußfolgerung als ein „circulus in demonstrando“ scheinen, da ich in die Untersuchung über die Zusammensetzung der arktischen Fauna auch die skandinavische Hochgebirgsfauna einbezog und dann den Schluß zog, daß auch diese arktisch sei. Dies ist indes nur ein scheinbarer Fehler. Es wurde schon oben gezeigt, daß die Existenzbedingungen in unsern Hochgebirgen arktisch sind, und es kam eben darauf an.

den Beweis zu liefern, daß diese ihrem Klima nach arktischen Gegenden von einer in ihrer Biologie und Verbreitung arktischen Fauna belebt sind. Als Grundlage für die nachfolgende Darstellung war es aus praktischen Gründen vorteilhaft, eine allgemeine Besprechung der arktischen Gebiete, somit auch der skandinavischen Hochgebirge, vorauszuschicken.

2. Umgrenzung und Einteilung einer boreo-subglacialen Region.

Es ist zur Zeit noch keine zusammenfassende Übersicht der uns beschäftigenden Fauna der arktischen Länder erschienen, sondern die Angaben sind in den verschiedenen, meistens kleinen Abhandlungen aufzusuchen, die gewöhnlich ohne Rücksicht auf die übrige einschlägige Literatur geschrieben wurden. Es dürfte jedoch jetzt so viel Material gesammelt und bearbeitet worden sein, daß eine derartige Übersicht in groben Zügen gegeben werden kann, ohne allzu hypothetisch zu werden. Ich habe auch im vorhergehenden eine solche versucht und werde unten einige Erörterungen dazu geben.

Von mehreren Entomostrakenforschern ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß die betreffenden Tiere fast gar nicht zu tiergeographischen Schlüssen verwertet werden könnten, denn sie seien kosmopolitisch, und was besonders die arktischen und alpinen Gegenden beträfe, so sei die Mehrzahl ihrer Arten auch in der temperierten Ebene zu finden und daher nicht für die erstgenannten besonders kennzeichnend. Dies ist jedoch nur scheinbar richtig. Denn viele Arten, die in beiderlei Gebieten gefunden sind, leben, wie ich im vorhergehenden verschiedentlich erörtert habe, in der Ebene nur unter solchen Existenzbedingungen, die mit denen der arktischen Gebiete ziemlich übereinstimmen; es ist also dadurch eine kosmopolitische Natur für sie durchaus nicht dargelegt, im Gegenteil wird ihre arktische Natur bestätigt, denn das erwähnte Verhalten beweist, daß ihr Überwiegen in den arktischen oder alpinen Gegenden nicht etwa darauf beruht, daß sie in andere Gebiete nicht hätten verschleppt werden können, sondern daß es wirklich in ihrer eignen Natur physiologisch begründet ist. Es ist betreffs der Süßwassertiere durchaus notwendig, tiergeographische und biologische Untersuchungen in dieser Weise zu verknüpfen, denn die Existenxbedingungen nahe liegender Orte sind öfters sehr verschiedenartig. Derselbe See beherbergt sehr oft am Boden oder während des Winters stenotherme Kaltwasserbewohner,

während an der Oberfläche oder am Ufer eine Fauna von stenothermen Warmwasserbewohnern ihr Wesen treibt. Die Bedingungen für glaciale Relicte sind also in den Seen viel günstiger als auf dem Lande, und solche Relicte spielen auch in der Süßwasserfauna eine sehr große Rolle. Ihre Relictennatur darf aber bei tiergeographischen Betrachtungen nicht vergessen werden. Wie man die arktische Natur des Schneehuhns wegen seines Vorkommens in den Alpen nicht verneinen kann, so sind auch die genannten Entomostraken ihrer Natur nach arktisch, obwohl sie in der mittel-europäischen Ebene gefunden sind. Denn das kalte Bodenwasser oder die winterliche Kälte liefert ihnen hier dasselbe wie die Hochgebirgsregionen dem Schneehuhn: Wohnplätze mit arktischen Existenzbedingungen.

Es können auch andere Einwände gemacht werden. Wenn z. B. eine Art im nördlichen Skandinavien und in den Alpen lebt, in den zwischenliegenden Gegenden dagegen fehlt, könnte man vielleicht geneigt sein, dies durch die gegen ungünstige äussere Einflüsse grosse Resistenzfähigkeit dieser Tiere oder ihrer Dauereier zu erklären. Dadurch stehe ihnen nämlich die Möglichkeit offen, von ziehenden Vögeln in andere Gegenden verschleppt zu werden, und eine solche passive Verbreitungsweise ist auch von einigen Forschern [1]) tatsächlich beobachtet worden. Zschokke [120 z. B. p. 374, 376, 377] nimmt auch an, der vom Norden herkommende herbstliche Vogelzug bereichere direkt und in großer Ausdehnung die Alpen mit nordischen Tieren. Wäre aber dies richtig, so ist es unverständlich, weshalb nicht auch Tiere wie z. B. *Bosmina obtusirostris*, *Alonopsis elongata*, *Polyphemus pediculus* und *Polyartemia forcipata* in ähnlicher Weise in die Alpen übertragen worden sind. Es gibt nämlich keine Entomostraken, die besser als diese für eine solche Verschleppung geeignet sind, denn sie kommen im Norden massenhaft vor, sie bilden hier im Herbste zur Zeit des Vogelzuges regelmäßig Dauereier, und diese sind gegen äußere Einflüsse, wie Trockenheit und Einfrieren, ebenso resistent wie diejenigen irgend welcher andern Entomostraken.

Doch will ich natürlich eine passive Verbreitungsweise nicht in Abrede stellen, denn diese ist für viele Fälle die einzig annehmbare, so beim Emporsteigen der meisten Entomostraken in höhere Gegenden, sei es daß sie durch Zugvögel, durch Insecten oder durch den Wind vermittelt wird. Merkwürdigerweise nimmt Zschokke,

1) Es sei auf die von Zschokke [120, p. 368 ff.] gegebenen Referate ihrer Untersuchungen hingewiesen.

der ja doch dem passiven Transport eine so hohe Bedeutung zuschreibt, bezüglich der meisten Copepoden der Hochgebirge, so der *Cyclops*- und *Diaptomus*-Arten, an, sie seien in die höhern Regionen durch aktive Wanderungen hinaufgedrungen. Dies ist aber meines Erachtens nicht denkbar, denn ein Aufsteigen in den reißenden Bergbächen ist diesen Tieren ganz sicher unmöglich. Zum passiven Transport eignen sie sich dagegen sehr, denn sie besitzen alle resistente Dauerstadien oder haben solche gehabt, wie später (S. 101 f.) gezeigt werden soll. Über größere Gebiete dürfte die genannte Verbreitung jedoch nur langsam und in kleinen Schritten vor sich gehen. Um ein Beispiel zu geben: ich nehme an, daß die soeben erwähnte *Alonopsis elongata* eine eigentlich im Norden heimische Art ist, welche von dort her in die mittel-europäische Ebene gedrungen ist. Diese Übersiedelung in wärmere Gegenden konnte aber nur unter Umänderung der biologischen Eigenschaften der Art vor sich gehen, und es leuchtet ein, daß dies eine geraume Zeit in Anspruch nehmen mußte. Wenn die Art in Zukunft einmal in die Hochalpen emporsteigen wird, muß dies von der Ebene aus geschehen und zwar wieder unter Anpassung an veränderte Lebensbedingungen.

Es ist indessen nicht ganz sicher, daß solche Arten, die jetzt nur im Norden leben, während der Eiszeit nicht in der mitteleuropäischen Ebene vorkamen. Man kann einen solchen Schluß nur mit Vorbehalt ziehen, wie das uns die Funde von *Branchinecta paludosa* in der Tatra und *Lepidurus arcticus* subfossil in Dänemark und Schonen lehren. Wären sie nicht gemacht worden, könnten wir wenigstens ebenso gute Gründe haben, sie im nördlichen Skandinavien als spätere Einwanderer auzufassen.

Trotz der entgegenstehenden Schwierigkeiten halte ich es für berechtigt, tiergeographische Schlüsse nach dem Stande unserer gegenwärtigen Kenntnis der mitwirkenden Faktoren zu ziehen.

Wir haben gesehen, daß die arktischen Gegenden sich bezüglich der hier behandelten Fauna ziemlich scharf von der südlichern temperierten Zone unterscheiden, da beinahe die halbe Anzahl ihrer Arten entweder ihnen ausschließlich eigen sind oder doch zu arktischen Existenzbedingungen in engster Beziehung stehen. Es ist dies ein vollgültiger Grund, diese Fauna von der temperierten abzutrennen und die arktischen Gebiete als eine selbständige Region aufzustellen, wie man es auch bei der Besprechung anderer Tiergruppen und der höhern Pflanzenwelt getan hat.

Allein es wäre eine unnatürliche Abgrenzung, wollte man dieser

arktischen Region das ganze zunächst im Süden gelegene Gebiet gegenüberstellen. Denn die mittel-europäischen Hochgebirge haben mit der erstgenannten so vieles gemeinsam, daß beide zusammengestellt werden müssen. Unter den 61 Arten dieser Hochgebirge finden sich nämlich 13—15 stenotherme Kaltwasserbewohner, welche auch den arktischen Gebieten angehören, und zwar 1 Phyllopode, 3 Cladoceren, 3 oder 4 Cyclopiden, 2 Harpacticiden und 4 oder 5 Centropagiden. Dazu kommen noch einige wenige Arten, die nicht in die eigentlichen Hochgebirgsregionen der Alpen emporsteigen. Wenn wir weiterhin bedenken, daß die übrigen Arten zum allergrößten Teil kosmopolitisch und daher für die Entscheidung der Frage wertlos sind, und daß es mit wenigen Ausnahmen dieselben Arten und Gattungen sind, welche in beiderlei Gegenden fehlen, so müssen wir zugeben, daß die mittel-europäische alpine Fauna mit der arktischen viel näher verwandt ist als mit der temperierten Tieflandsfauna.

Wir müssen somit die mittel-europäischen Hochgebirge und die arktischen Gegenden zu einer gemeinsamen Region zusammenstellen, und es fragt sich dann, wie wir das neue Gebiet im übrigen umgrenzen und benennen, namentlich welche übrigen Hochgebirge wir dazu rechnen sollen. Es ist nämlich nicht anzunehmen, daß alle Hochgebirge mit arktischem Klima, auch wenn sie eine Eiszeit gehabt haben, eine arktische Entomostrakenfauna beherbergen, denn, wie ich besonders später (S. 74 f.) Gelegenheit haben werde zu erörtern, der arktische Charakter der mittel-europäischen Hochgebirgsfauna ist daraus zu erklären, daß das Gebiet während der Eiszeit von einer Fauna umgeben war, in welche arktische Elemente eingedrungen waren. Eben hierin haben wir einen Anhalt für die Umgrenzung und die Benennung der Region. Wir können sie als eine **boreo-subglaciale Region** bezeichnen und lassen sie umfassen: teils die arktischen Gegenden, teils diejenigen Hochgebirge der nördlichen temperierten Zone mit arktischem Klima, welche ehemals (während der Eiszeit) in enger Verbindung mit der damals nach Süden vorgerückten arktischen Fauna standen und von ihr einen großen Teil ihrer jetzigen Fauna erhielten.

Welche Hochgebirge wir zu der Region zu zählen haben, wissen wir im ganzen noch nicht. Wir wissen nur, daß, abgesehen von den skandinavischen und andern mit dem übrigen arktischen Gebiete zusammenhängenden, auch die Alpen und die Karpathen mit ihren höchsten Regionen dazu gehören. Auch die

Pyrenäen und der Kaukasus besitzen nach de Guerne u. Richard [30, 67] und Brandt [2] einige auch in arktischen Gegenden lebenden stenothermen Kaltwasserbewohner. Ob diese Gebirge zu der fraglichen Region gehören oder vielleicht eher den Übergang zu den temperierten Gegenden vermitteln, müssen künftige Untersuchungen entscheiden.

Die südliche, resp. untere Grenze dürfte im Norden etwa mit der nördlichen, resp. obern Grenze der Nadelwaldregion zusammenfallen, wie sie in dieser Arbeit gezogen ist, oder auch, wie für die höhere Fauna gewöhnlich angenommen wird, mit dem Aufhören des Baumwuchses, eine Frage, die für die Wasserfauna ziemlich gleichgültig ist. In den südlichern Hochgebirgen muß sie natürlich auf klimatisch entsprechende Höhe verlegt werden.

Diese Region will ich in mehrere Subregionen zerlegen. Dies mag jedoch für die außereuropäischen Gegenden nur als ein provisorischer Versuch gelten, da unsere Kenntnis derselben ziemlich mangelhaft ist und die Subregionen demzufolge aus solchen Gebieten zusammengesetzt werden müssen, die gelegentlich untersucht worden sind. In den Verzeichnissen der für die einzelnen Subregionen charakteristischen Arten führe ich nur die stenothermen Kaltwasserbewohner auf, die übrigen sind in der Tabelle S. 57—60 zu finden.

1. **Arktisches Nordamerika.** Wir kennen von dessen Entomostrakenfauna nur die Phyllopoden, unter denen sie nur eine ihr allein zugehörige Art enthält, *Polyartemia hazeni* Murdoch. Im übrigen leben in der Subregion *Lepidurus arcticus* und *Branchinecta paludosa*.

2. **Grönland.** Den übrigen Subregionen gegenüber zeichnet sich diese vor allem durch das Vorkommen von *Latona glacialis* und *Diaptomus minutus* aus. Es mag betont werden, daß ihre Copepodenfauna nur sehr wenig bekannt ist. Ihre charakteristischen Arten sind:

Phyllopoda:
Branchinecta paludosa
Lepidurus arcticus

Cladocera:
Holopedium gibberum
Latona glacialis
Bosmina obtusirostris
Macrothrix hirsuticornis
Eurycercus glacialis
Polyphemus pediculus

Copepoda:
Cyclops gigas?
Cyclops strenuus (incl. *scutifer*)
Diaptomus minutus.

Als Anhang zu dieser Subregion wäre **Island** aufzuführen, wo auch *Diaptomus minutus* gefunden worden ist. Im übrigen sind für

diese Insel nur *Holopedium gibberum*, *Bosmina obtusirostris*, *Polyphemus pediculus*, *Cyclops gigas*?, *C. strenuus* (incl. *scutifer*) und *Diaptomus glacialis* zu nennen. Phyllopoden sind nicht gefunden worden.

3. **Franz-Joseph-Land, Spitzbergen, Jan Mayen und die Bäreninsel.** Für sie sind besonders charakteristisch eine Harpacticide aus Spitzbergen, *Mesochra brucei*, die einzige Art ihrer Gattung, und eine Cyclopide aus Franz-Joseph-Land, *Cyclops brucei*. Auffallenderweise sind keine Centropagiden angetroffen worden, und auch im übrigen scheint die Region sehr artenarm zu sein. Die aufzuführenden Arten sind:

Phyllopoda:

Lepidurus arcticus

Cladocera:

Macrothrix hirsuticornis

Copepoda:

Cyclops brucei
Cyclops gigas
Cyclops strenuus (incl. *scutifer*?)
Mesochra brucei

Inwieweit diese Gebiete eine einheitliche Subregion bilden, muß gegenwärtig dahingestellt bleiben. Die Bäreninsel wäre möglicherweise besser mit den skandinavischen Hochgebirgen zu vereinigen.

4. **Das nördliche West-Sibirien nebst den Inseln Nowaja-Semlja und Waigatsch.** Zu diesen Gebieten wäre möglicherweise auch die nordöstliche Eismeerküste Rußlands hinzuzufügen, von der wir jedoch sehr wenig wissen. Ausschließlich in dieser Subregion sind folgende Arten gefunden worden, die ihr somit ihr charakteristisches Gepräge verleihen: *Canthocamptus glacialis*, *C. nordenskiöldi*, *C. similis*, *Diaptomus mirus* und *D. amblyodon*. Im ganzen sind folgende Arten zu nennen:

Phyllopoda:

Polyartemia forcipata
Branchinecta paludosa
Chirocephalus claviger
Lepidurus arcticus

Cladocera:

Bosmina obtusirostris
Eurycercus glacialis
Polyphemus pediculus

Copepoda:

Cyclops gigas
Canthocamptus glacialis
Canthocamptus nordenskiöldi
Canthocamptus similis
Canthocamptus insignipes
Diaptomus glacialis
Diaptomus mirus
Diaptomus amblyodon
Heterocope borealis
Heterocope appendiculata.

Durch die Fauna der Halbinsel Kola und des norwegischen Finnmarken wird der Übergang zu den skandinavischen Hochgebirgen vermittelt.

5. **Das nördliche Ost-Sibirien und die Neusibirischen Inseln.** Hierher stelle ich auch die Kommandeurinseln, aus denen jedoch nur wenige Tiere (von der Beringinsel) bekannt sind. Für das Gebiet ist in erster Linie kennzeichnend die außergewöhnlich reiche Phyllopodenfauna, wovon zwei Arten, *Artemiopsis bungei* und *Branchiopsyllus tolli*, nicht außerhalb seiner Grenzen gefunden worden sind, dann auch einige derartige Cladoceren und Copepoden: *Simocephalus vetuloides*, *S. sibiricus*[1]), *Diaptomus angustilobus* und *D. ambiguus*, sowie auch die oben (S. 61) erwähnten eigentlich marinen Arten. Die uns interessierenden Arten sind:

Phyllopoda:

Polyartemia forcipata
Artemiopsis bungei
Branchinecta paludosa
Branchiopsyllus tolli
Chirocephalus claviger
Lepidurus arcticus

Cladocera:

Simocephalus vetuloides
Simocephalus sibiricus
Bosmina obtusirostris
Eurycercus glacialis
Polyphemus pediculus

Copepoda:

Cyclops gigas?
Cyclops vernalis?
Cyclops scutifer
Danielssenia sibirica
Ectinosoma curticornis
Diaptomus bacillifer
Diaptomus angustilobus
Diaptomus ambiguus
Heterocope borealis
Limnocalanus grimaldi
Eurytemora gracilis
Drepanopus bungei.

6. **Die skandinavischen Hochgebirge.** Ihnen ganz eigen sind, wenn wir von der im folgenden zu besprechenden Halbinsel Kola und dem norwegischen Finnmarken absehen, *Bythotrephes longimanus*, (möglicherweise auch *B. cederströmi*), *Canthocamptus arcticus*, *C. brevipes* und *Diaptomus laticeps*. *Holopedium gibberum*, die *microcephala-galeata*-Reihe von *Daphnia longispina* und *Alonopsis elongata* spielen in ihnen eine viel größere Rolle als in irgend einem andern boreo-subglacialen Gebiete, und endlich haben sie mit den mittel-europäischen Hochgebirgen einige Arten gemeinsam, die in den übrigen Gebieten fehlen, nämlich *Canthocamptus cuspidatus*, *C. schmeili*, *Diaptomus denticornis*, *D. laciniatus* und *Heterocope saliens*. Hierdurch bilden sie ein Verbindungsglied zwischen den arktischen Gebieten und den genannten Hochgebirgen. Die bemerkenswerten Arten sind:

1) Möglicherweise ist jedoch eine in Esthland gefundene, von LINKO [51] erwähnte Form mit dieser Art identisch.

Phyllopoda:
Polyartemia forcipata
Branchinecta paludosa
Lepidurus arcticus
Cladocera:
Holopedium gibberum
Bosmina obtusirostris
Polyphemus pediculus
Bythotrephes longimanus
Bythotrephes cederströmi
Copepoda:
Cyclops gigas
Cyclops vernalis
Cyclops strenuus
Cyclops scutifer
Canthocamptus arcticus
Canthocamptus cuspidatus
Canthocamptus schmeili
Canthocamptus brevipes
Diaptomus laticeps
Diaptomus laciniatus
Diaptomus denticornis
Heterocope saliens.

Bythotrephes cederströmi[1]) lebt nach Sars [77] „sat frequens in paludibus Finmarchiae nec non in lacubus alpinis totius Norwegiae" und kommt daher wahrscheinlich auch oberhalb der Nadelwaldregion vor.

Eine Zwischenstellung zwischen den skandinavischen Hochgebirgen und West-Sibirien nimmt **die Halbinsel Kola und das norwegische Finnmarken** ein. Mit der erstgenannten Subregion haben sie folgende für dieselbe besonders charakteristischen Arten gemeinsam: *Holopedium gibberum*, *Alonopsis elongata*, *Bythotrephes longimanus*, *B. cederströmi* und *Diaptomus laciniatus*. Dem nördlichen West-Sibirien nähern sie sich durch den Besitz von *Eurycercus glacialis* und *Canthocamptus insignipes*. Eine in Kola gefundene *Cyclops*-Art, *C. kolensis*, ist zwar in keinem andern subglacialen Gebiete gefunden worden, dagegen an verschiedenen Orten des subalpinen Schweden unter Umständen, die sie hier als eine Relictenform erkennen lassen.

7. **Die mittel-europäischen Hochgebirge.** Sie kommen den skandinavischen am nächsten, unterscheiden sich aber von ihnen durch den nahezu vollständigen Mangel an Phyllopoden (nur die Tatra besitzt eine Art), durch die auch im allgemeinen spärlichere Fauna und das mehr sporadische Auftreten der einzelnen Arten, sowie auch durch das Hinzutreten einiger weniger neuen Arten: *Canthocamptus rhaeticus* und *C. zschokkei*, welche nur in den Alpen, *C. tatricus* und *Diaptomus tatricus*, welche nur in den Karpathen gefunden worden sind. Die Alpen und die Karpathen verhalten sich sich somit etwas verschieden und stellen zwei Unterabteilungen der Subregion dar. Diese Verschiedenheit besteht zum Teil darin, daß

1) In der citierten Arbeit *B. borealis* genannt.

die letztgenannten sich den skandinavischen Hochgebirgen mehr nähern, namentlich durch den Besitz von *Branchinecta paludosa* und *Polyphemus pediculus* und durch die größere Häufigkeit von *Holopedium gibberum*. Die für das Gesamtgebiet aufzuzählenden Arten sind:

Phyllopoda:

Branchinecta paludosa

Cladocera:

Holopedium gibberum
Macrothrix hirsuticornis
Polyphemus pediculus

Copepoda:

Cyclops gigas?
Cyclops vernalis
Cyclops strenuus
Cyclops scutifer
Canthocamptus cuspidatus
Canthocamptus schmeili
Canthocamptus rhaeticus
Canthocamptus zschokkei
Canthocamptus tatricus
Diaptomus laciniatus
Diaptomus denticornis
Diaptomus bacillifer
Diaptomus tatricus
Heterocope saliens
Heterocope borealis.

Da *Canthocamptus tatricus*, *C. rhaeticus*, *C. zschokkei* und *Diaptomus tatricus* nicht in den arktischen Gebieten gefunden sind, können sie natürlich nicht als Beweis für die arktische Natur des betreffenden Faunengebietes gebraucht werden.

3. Über die postglaciale Herkunft und die biologisch-tiergeographische Zusammensetzung der hier behandelten Fauna Nord- und Mittel-Europas.

Ich kann die vorhergehenden faunistischen und tiergeographischen Erörterungen nicht verlassen, ohne sie zu einer Übersicht über die Herkunft und Einteilung der uns beschäftigenden Fauna des ganzen nördlichen und mittlern Europa zusammenzustellen und zu erweitern. Ich kann dabei nur die einigermaßen genau untersuchten Gebiete berücksichtigen: Skandinavien, Finnland, die Halbinsel Kola, Dänemark, Deutschland, das nördliche Frankreich, Schweiz, Österreich und das nördliche Ungarn. Unter „Herkunft" verstehe ich hier nur lokale Herkunft, die phylogenetische lasse ich ganz beiseite.

Die geographische Verbreitung der europäischen Entomostraken oder einzelner Gruppen von ihnen ist auch von frühern Forschern erörtert worden, namentlich von DE GUERNE u. RICHARD [25, 27], V. DADAY [13], ZSCHOKKE [120 p. 361 f.; 121] und STEUER [95 Anhang]. Die drei erstgenannten haben eigentlich nur die Tatsachen gesammelt, ohne auf theoretische Spekulationen über die Ursachen der Verbreitung

der einzelnen Arten einzugehen, auf Zschokke's Resultate komme ich im folgenden zurück, die Ansichten Steuer's aber, welchen ich mich nicht ganz anschließen kann, will ich sogleich besprechen.

Steuer, der eine vom russischen Zoologen Zograf [118] vorwiegend auf die Verbreitung der Süßwasserfische gestützte Theorie mit besonderer Rücksicht auf die Bosminen und die Centropagiden weitergeführt hat, gruppiert die europäischen Seen in 4 Zonen. Als die erste betrachtet er eine nördliche Region bis zum mittlern Schweden. Zograf rechnet zu seiner ersten Zone diejenigen Seen des nördlichen Rußlands, die eine marine Relictenfauna beherbergen. In ihrer Auffassung der übrigen Zonen stimmen beide überein, indem sie die Südgrenze der zweiten durch das nördliche Deutschland und weiter durch Rußland gegen Nordosten ziehen, diejenige der dritten Zone durch das mittlere Deutschland und südliche Rußland, wobei auch die Alpen hinzugerechnet werden. Eine vierte umfaßt die Gegenden bis zur Grenze der von Steuer aufgestellten fünften oder mediterranen Zone, die nach Norden bis nach Ungarn vordringt.

Die zweite und die dritte Zone bringen nun die beiden Forscher mit der Glacialzeit in Zusammenhang und zwar in der Weise, daß ihre Südgrenzen mit den Ausdehnungsgrenzen zweier gegen Süden verschieden weit vordringenden Vergletscherungen zusammenfallen oder sie um ein wenig überschreiten. Dass sich die Gebiete von einander faunistisch unterscheiden, hätte also seinen Grund erstens darin, daß am Rande der verschiedenen Vergletscherungen verschiedenartige Faunen gelebt hätten, was ja sehr möglich ist, und zweitens darin, daß die Einwirkungen der verschiedenen Eiszeiten auf die Fauna sich nur sehr wenig über den Gletscherrand hinaus erstreckten, was jedoch nicht möglich ist. Wenn also von zwei *Diaptomus*-Arten eine ihre Südgrenze auf einem nördlichern, die andere dagegen auf einem südlichern Breitengrade findet, kann dies sehr wohl auf der Einwirkung einer und derselben Vergletscherung beruhen, indem die erstgenannte Art wegen ihrer mehr arktischen Natur nur in der unmittelbaren Nähe des Eisrandes, die letztgenannte dagegen wegen mehr temperierter Lebensgewohnheiten auch weiter davon leben konnte. Die ganze Hypothese basiert natürlich auf der Voraussetzung eines arktischen Ursprungs der betreffenden Arten, der jedoch nicht in allen Fällen wahrscheinlich ist.

Zschokke [120 p. 361] fand, daß die Tierwelt der Hochgebirgsseen sich aus zweierlei Elementen zusammensetzt. Dies sind: erstens

„ungemein weitverbreitete, resistente und den verschiedensten Bedingungen sich anpassende Organismen". Sie können als eurytherme Kosmopoliten bezeichnet werden. Zweitens „stenotherme Kaltwasserbewohner mit begrenztem Verbreitungsbezirk". Sie sind den mitteleuropäischen Hochgebirgen und dem hohen Norden gemeinsam. Dieser Einteilung will ich mich vollkommen anschließen. Berücksichtigt man aber auch die nördlichen Hochgebirge und die Ebene, so kommen noch einige andere Gruppen hinzu. Die beste Einteilung wird man meines Erachtens erzielen, wenn als Einteilungsgrund sowohl die biologischen Eigenschaften der Tiere als auch die verschiedenen Wege ihrer Einwanderungen in die heutigen Verbreitungsbezirke gebraucht werden. Ich teile also die betreffende Fauna folgendermaßen ein, wobei ich mit den beiden im Gebiete ältesten Gruppen beginne.

Gruppe 1. Arktisch-alpine stenotherme Kaltwasserbewohner, die während der Eiszeit oder wenigstens zu Ende derselben die mittel-europäische Ebene und wohl auch den Südrand der Alpen und der Karpathen belebten. Als das Klima milder wurde und die Eisbedeckung daher an Größe abnahm, zog sich diese Fauna teils mit dem Rande des großen skandinavischen Landeises nach Norden zurück, teils mit den abschmelzenden Eismassen der Alpen und der Karpathen in diese Hochgebirge hinauf. Daher die gegenwärtige Verbreitung und Lebensgewohnheiten dieser Tiere, die wir mit Zschokke in ihren allgemeinen Zügen folgendermaßen charakterisieren können: „Sie beleben die Gewässer der Hochgebirge und kehren oft in weiter Ausdehnung im hohen Norden wieder. Der Ebene fehlen sie oder bevölkern dort nur vereinzelte Inseln, die ihnen die nötigen glacialen Bedingungen, vor allem kaltes Wasser, bieten. Etwas häufiger treten diese glacial-stenothermen Tiere in kalten Gewässern der zwischen den Alpen und dem arktischen Norden gelegenen Mittelgebirge auf. — Als Überreste der Fauna glacialer oder postglacialer Zeit können in Frage kommen Tiere, die folgende Bedingungen mehr oder weniger vollständig erfüllen:

1. Aufenthalt in Wasser von konstant tiefer Temperatur.

2. Vorkommen in den Gewässern des Hochgebirgs und gleichzeitig in denjenigen des hohen Nordens.

3. Vorkommen in isolierten kalten Gewässern der Ebene und der Mittelgebirge.

4. Gleichzeitiger Aufenthalt in der Tiefsee der Ebene und am Littoral der Hochgebirgsseen.

5. Endlich können mit Vorsicht auch Tiere als glaciale Relicte gedeutet werden, die in der Ebene weit verbreitet sind und dort ihre Fortpflanzungszeit auf den Winter verlegt haben, während im Gebirge und im Norden die Epoche ihrer regsten Vermehrung auf den Sommer fällt."

Zschokke hat zu dieser Gruppe eine Reihe von Arten gestellt, denen ich einige neue hinzufügen will. Als der Gruppe zugehörig führe ich folgende Arten auf (ein * bezeichnet, daß die betreffende Art schon von Zschokke hierher gerechnet ist):

	Branchinecta paludosa	(Verbreitung, siehe S. 53, 56, 57, 60)
	Lepidurus arcticus	(„ „ „ 54, 56, 57)
	Holopedium gibberum	(„ „ „ 54, 55, 57, 62)
	Macrothrix hirsuticornis	(„ „ „ 53, 58, 62)
5	*Bythotrephes longimanus*	(„ „ „ 55, 58, 62)
	Cyclops gigas	(„ „ „ 29, 58, 62)
	* *Cyclops vernalis*	(„ „ „ 52, 58, 62)
	* *Cyclops strenuus*	(„ „ „ 52, 59, 62)
	* *Cyclops scutifer*	(„ „ „ 52, 59, 62)
10	* *Canthocamptus cuspidatus*	(„ „ „ 52, 59, 61)
	* *Canthocamptus schmeili*	(„ „ „ 52, 59, 61)
	* *Diaptomus laciniatus*	(„ „ „ 39, 55, 59, 61)
	* *Diaptomus denticornis*	(„ „ „ 40, 52, 59, 61)
	* *Diaptomus bacillifer*	(„ „ „ 53, 59, 61)
15	* *Diaptomus gracilis*	(„ „ „ 53, 59)
	Diaptomus graciloides	(„ „ „ 55, 59)
	* *Heterocope saliens*	(„ „ „ 52, 60, 61)
	Heterocope borealis	(„ „ „ 49, 55, 60)

Die Verbreitung von *Lepidurus arcticus*, *Branchinecta paludosa*, *Diaptomus bacillifer* und *Heterocope borealis* ist schon zuvor von Sars [76; 80 p. 8—9] und diejenige von *Macrothrix hirsuticornis* und *Cyclops strenuus* von Lilljeborg [45 p. 348; 47 p. 32] zur Eiszeit in Beziehung gestellt worden. *Cyclops gigas* gehört zu dieser Gruppe nur, falls es sich herausstellen sollte, daß die in den Hochalpen als *C. viridis* bezeichnete Art auch jene einschließt, was mir auch sehr wahrscheinlich vorkommt, *C. vernalis* nur, falls einige für Süd-Europa angegebene Funde sich nicht auf diese, sondern auf *C. robustus* beziehen. *Heterocope borealis* ist zweifelsohne zu dieser Gruppe zu stellen, obgleich sie nicht in den eigentlichen Hochgebirgsregionen lebt. Wie ich S. 49 erwähnte, ist sie im Norden in vielen subalpinen und arktischen Seen gefunden worden. Im südlichen Schweden ist

sie auch, wie die Sammlungen des hiesigen Museums bekunden, in mehreren Seen, vorwiegend der Provinz Småland, erbeutet worden, allein nur in größerer Tiefe im kalten Wasser des Grundes. Südlicher kommt sie nur in den Alpen und den Karpathen vor. Ob *Diaptomus gracilis* und *graciloides* wirklich in diese Gruppe eingereiht werden sollen, kann fraglich erscheinen, weil sie auch in der mitteleuropäischen Ebene und im südlichsten Schweden häufig sind im Oberflächenwasser der Seen und auch in kleinen Gewässern während des ganzen Sommers. Daß sie aber zur Glacialzeit in engster Beziehung stehen, scheint daraus hervorzugehen, daß sie nur innerhalb des Vergletscherungsbezirkes oder in seiner nächsten Umgebung angetroffen sind (*D. graciloides* im Süden gewöhnlich durch die *var. padana* Burckhardt vertreten). Möglicherweise sind sie ehedem stenotherm-glacial gewesen und haben mit den veränderten klimatischen Bedingungen ihrer Wohnorte auch ihre biologischen Eigenschaften nach der Eurythermie hin verändert.

Zschokke rechnet zu dieser Gruppe auch *Bosmina coregoni*, *Cyclops bicuspidatus*, *C. fuscus*, *Canthocamptus rhaeticus*, *C. zschokkei* und *C. echinatus*. Bezüglich der beiden erstgenannten *Canthocamptus*-Arten habe ich schon S. 53 darauf hingewiesen, daß ihre nördlichen Fundorte gar nicht als arktisch zu bezeichnen sind und daß daher ihre glaciale Herkunft noch nicht hinreichend begründet ist. Dasselbe gilt in noch höherm Grade von *C. echinatus*, der außerhalb der Alpen nur in Böhmen gefunden wurde. Die *Bosmina* und die beiden *Cyclops* sind meiner Meinung nach eher zur folgenden Gruppe 2 oder Gruppe 4 zu führen. Aber selbstverständlich kann ja zwischen diesen Gruppen und der hier besprochenen keine scharfe Grenze gezogen werden.

Als nordische Einwanderer in den Seen der Friauler Alpen des nordöstlichen Italien betrachtet Lorenzi [51] *Daphnia ventricosa*, *D. tellini* (Formen von *D. longispina*), *Scapholeberis obtusa* und *Alona oblonga* (Syn.: *Lynceus affinis*). Die Verbreitung dieser Tiere gibt aber keine Stütze für eine solche Annahme.

Diejenige Süßwasserfauna, die während der Eiszeit in Mitteleuropa lebte, ist schlechthin als eine homogene Mischungsfauna bezeichnet worden, die daraus entstanden wäre, dass zwei vorglaciale Faunen, teils die im Norden lebende arktische, teils die in den mittel-europäischen Hochgebirgen lebende alpine, von den ihre Heimat überziehenden Eismassen in die mittel-europäische Ebene verdrängt wurden, wo sie miteinander verschmolzen. Dies war sicher auch

im großen und ganzen der Fall, jedoch nicht in allen Einzelheiten. Denn wir haben gesehen, daß *Lepidurus arcticus*, der in Dänemark und Schonen subfossil gefunden ist und somit am Südrande des skandinavischen Landeises lebte, weder in den Karpathen noch den Alpen jetzt vorkommt, und es ist daher sehr wahrscheinlich, daß er nie am Rande der südlichen alpinen Eismasse gelebt hat. Ungefähr dieselbe Verbreitung dürfte auch *Branchinecta paludosa* gehabt haben. Diese Art lebt freilich jetzt in der Tatra, aber diese Hochgebirgsgegend liegt auch ganz in der Nähe der ehemaligen Südgrenze des nördlichen Eises, während die Alpen davon viel weiter entfernt liegen.

Die Ursache dieser ausschließlich nördlichen Verbreitung der beiden Arten ist vermutlich darin zu suchen, daß die zwischen den beiden Vergletscherungsgebieten gelegene Ebene in ihren mittlern Teilen ein nicht völlig arktisches Klima besaß und daher von den genannten Tieren nicht überschritten werden konnte. Es ist bemerkenswert, daß eben diese beiden Arten die am exklusivsten arktischen unter allen in den schwedischen Hochgebirgen lebenden Arten sind. Sie sind, wie ich zuvor erwähnt habe, nur in der Flechten- und Grauweidenregion gefunden worden, *Lepidurus* außerdem im kalten Grundwasser der Seen der Birkenregion.

Einige Arten verhalten sich in den beiden Verbreitungsgebieten biologisch verschiedenartig, indem sie in den arktischen Gegenden ein häufiges Vorkommen besitzen, in den Alpen dagegen in den klimatologisch entsprechenden Hochgebirgsregionen entweder gar nicht oder nur selten vorkommen, vielmehr subalpin sind. Solche sind: *Holopedium gibberum* (in den Hochgebirgsregionen der Tatra gemein), *Daphina longispina* Reihe *microcephala-galeata*, *Bythotrephes longimanus*, *Diaptomus laciniatus* (im französischen Hochgebirge gefunden), *D. graciloides* und *Heterocope borealis*. Wir dürften gegenwärtig nicht über ein hinreichendes Tatsachenmaterial verfügen, um einen Erklärungsversuch für diese Erscheinung zu wagen. Es ist indes auffallend, daß alle im Süden eine ausgesprochene pelagische Lebensweise führen.

Gruppe 2. Eurytherme, oft kosmopolitische, Arten die jetzt sowohl im hohen Norden oder in den Hochgebirgen leben als auch, und zwar wenigstens ebenso häufig, in der zwischenliegenden Tiefebene. Aus dieser Verbreitung geht hervor, daß wohl die meisten unter ihnen auch während der Eiszeit in Mittel-Europa lebten (außerdem natürlich auch

in mildern Gegenden) und daß sie demnach in die Hochgebirge und die arktischen Gegenden auf denselben Wegen wie Gruppe 1 hinaufgelangten. Zur Gruppe 2 gehören keine Phyllopoden, dagegen viele Cladoceren und Copepoden, von denen die typischsten sind:

Daphnia longispina var. rosea oder nahestehende
Acroperus harpae
Lynceus affinis
Alonella excisa
Chydorus sphaericus
Cyclops serrulatus
Cyclops fimbriatus
Cyclops viridis
Canthocamptus minutus.

Diejenigen unter diesen, die in den nord-schwedischen Hochgebirgen nicht angetroffen sind, leben in andern Gegenden mit arktischem Klima. Außerdem wären noch andere aufzuführen, von denen viele mehr oder weniger deutlich den Übergang zu Gruppe 1 oder Gruppe 4 vermitteln.

Gruppe 3. Nordöstliche Einwanderer. Sie sind erst später als die vorhergehenden in ihre jetzigen Verbreitungsbezirke eingewandert und dürften in Anbetracht ihrer nordöstlichen Herkunft ursprünglich mehr oder weniger ausgesprochene stenotherme Kaltwasserbewohner gewesen sein, wenn auch einige von ihnen während ihres südlichen Vorrückens sich allmählich einem wärmern Klima anpaßten. Allen ist es aber gemeinsam, daß sie in den nördlichen oder nordöstlichen Gegenden ein häufigeres Auftreten zeigen als in den südlichen, falls sie überhaupt hier vorkommen. Am klarsten liegt die nordöstliche Herkunft für diejenigen Arten, die nicht in den südlichen Gebieten der skandinavischen Hochgebirgskette leben. Hätten sie während der Eiszeit in Mittel-Europa gelebt, so wäre es unverständlich, weshalb sie nicht jetzt in den genannten, ihrem Klima nach völlig arktischen Gegenden vorkommen. Zu dieser Gruppe zähle ich:

Arten:	Anzeichen ihrer nordöstlichen Herkunft:
Polyartemia forcipata.	Exklusiv arktisch, gemein in Sibirien [17, p. 154; 41, 79], den Neusibirischen Inseln [80, p. 31], Waigatsch [41], Finnmarken [41, 78], nach Süden nur bis Jämtland gekommen und hier spärlicher als in Lappland und Finnmarken, obgleich unter denselben Verhältnissen lebend.
Apus macrurus.[1])	Gefunden an zwei weit entfernten Orten in Asien, nämlich im nördlichen Sibirien [79] und in Akmolinsk in Central-Asien [81]. In Europa nicht westlich und

1) Schon von SARS als östlicher Einwanderer gedeutet.

Arten: Anzeichen ihrer nordöstlichen Herkunft:

südlich von Archangelsk im nördlichsten Rußland [41] angetroffen.

Bosmina obtusirostris. Gefunden auf Grönland [26, 106], der Bering-Insel [45], in Sibirien [28, 80], auf den Neusibirischen Inseln [80], im nördlichen Rußland [28], Finnland [90] [1]) und dem ganzen Skandinavien [u. a. 45, 77].

Eurycercus glacialis. Gefunden in Grönland [106 [2]), 26], auf der Bering-Insel [43], Weigatsch und Novaja-Semlja [45], Halbinsel Kola [45, 64] und in der finnischen Lappmark [64], welches der westlichste Fundort ist.

Polyphemus pediculus. In allen arktischen Gegenden gemein. Im mittlern Europa seltener, jedoch häufiger auf der Tatra, fehlt in den Hochgebirgsregionen der Alpen.

Canthocamptus insignipes. Gefunden im nördlichen Sibirien und im norwegischen Finnmarken [48].

Wenn es sich bestätigen würde, daß die im folgenden (S. 155) zu erwähnende Ansicht von der nahen Verwandtschaft zwischen *Bosmina obtusirostris* und den Schweizer Bosminen richtig ist, so wäre erstere natürlich nicht zu dieser Gruppe, sondern zu Gruppe 1 zu stellen.

Wie aus obigem ersichtlich ist, haben einige von diesen Arten Skandinavien noch nicht oder nur in seinen nördlichen Teilen erreicht. Zwei andere aber, *Bosmina obtusirostris* und *Polyphemus pediculus*, haben südlichere Gegenden erreicht, letzterer sogar den Fuß der Alpen, und es ist für ihn schwierig zu entscheiden, ob er wirklich zu dieser Gruppe gehört. Jedoch scheint mir seine Verbreitung nicht in anderer Weise erklärt werden zu können.

Gruppe 4. Stenotherme Warmwasserbewohner, die nur in den verhältnismäßig warmen Gewässern der temperierten Ebene leben. Das Wort „Warmwasserbewohner" darf natürlich nicht im strengsten Sinne genommen werden. Die meisten von diesen Arten sind in ihrer außerarktischen und außeralpinen Verbreitung kosmopolitisch. Zu dieser Gruppe gehören viele Arten, die meisten von denen, welche das südliche Schweden und die mittel-europäische Ebene im Gegensatz zu den Hochgebirgen und den arktischen Gegenden kennzeichnen. Selbstverständlich kann

1) Hier *B. brevirostris* und *B. brevispina* genannt (siehe Lilljeborg [45]).

2) Hier *E. lamellatus* genannt (siehe Lilljeborg [45]).

keine scharfe Grenze gegen Gruppe 2 gezogen werden. Da ich bei den Untersuchungen über die Hochgebirgsfauna keine Gelegenheit gehabt habe, auf diese Gruppe wie auf die folgenden näher einzugehen, gebe ich kein Artenverzeichnis.

Gruppe 5. Marine Relicte. Sie beleben diejenigen Seen der Umgebung der Ostsee, welche ehemals beim höhern Wasserstande dieses Meeres einen Teil desselben bildeten. Außerdem finden sie sich in einigen Seen Norwegens und der Küstengebiete der Nordsee. Zu ihnen gehören nur 4 Centropagiden: *Limnocolanus macrurus*, *Eurytemora velox*, *E. lacustris* und *E. affinis*. Über die Verbreitung dieser Arten siehe STEUER [95, tab. 9 u. 11].

Gruppe 6. Mediterrane Arten. Sie sind die nördlichsten Vorposten einer circummediterranen Fauna und kommen nur im südöstlichsten Teile unseres Gebietes, nämlich in Ungarn und Galizien, vor. Es sind das nach STEUER [95, p. 141, 148 u. tab. 9] folgende Centropagiden: *Diaptomus allaudi*, *D. pectinicornis* und *D. lilljeborgi*. Außerdem zählt STEUER zu dieser Gruppe *D. tatricus*. Diese Art ist jedoch nur in den Karpathen gefunden worden, und es scheint mir sehr möglich, daß sie eine in diesen Gegenden endemische Art ist. Gegen die Auffassung STEUER's spricht auch, daß die Art ein stenothermer Hochgebirgsbewohner ist, was zu einer mediterranen Herkunft nicht paßt.

Gruppe 7. Endemische Arten. Es ist möglich, daß in den besprochenen Gebieten manche endemische Arten leben, jedoch wissen wir davon nichts mit Sicherheit. Weil nämlich die östlich von Mittel-Europa gelegenen Länder, das grosse russische Reich und Asien, noch in dieser Hinsicht sehr wenig durchforscht sind, können wir nicht wissen, ob die nur in einzelnen Teilen des nördlichen und mittlern Europa gefundenen Arten hier endemisch oder möglicherweise nur die Vorposten einer östlichen Fauna sind. Bezüglich gewisser mehr ins Auge fallenden Arten scheint mir jedoch der Endemismus ziemlich wahrscheinlich, und ich gebe unten mit aller Reserve ein provisorisches Verzeichnis dieser Tiere nebst Angaben über ihre Verbreitungsbezirke.

Bosmina globosa LILLJEB. Nur im See Ringsjön in Schonen, Schweden, gefunden.

Bythotrephes cederströmi SCHÖDLER. Skandinavische Halbinsel.

Diaptomus laticeps SARS. Arktisches und subarktisches Skandinavien.[1])

1) Die in der ältern Literatur vorhandenen Angaben über außerskandinavische Fundorte dieser Art beruhen auf Irrtümern. Siehe S. 39

Diaptomus tatricus Wierzejski. Karpathen. Als stenothermer Kaltwasserbewohner dürfte er nicht in der östlichen Ebene leben können.
Sida limnetica Burckhardt. Schweiz.

Kapitel 4.

Biologische Untersuchungen.

1. Die Fortpflanzungscyclen der Cladoceren.

A. Frühere Untersuchungen.

Durch die schönen Untersuchungen über die Fortpflanzung der Cladoceren, die vor über 20 Jahren von Weismann [105] ausgeführt wurden, kennen wir sehr gut den Gang derselben, wie er sich in der mittel-europäischen Ebene abspielt, und die von spätern Forschern mitgeteilten Tatsachen haben seine Theorien im allgemeinen nur bestätigt.

Bekanntlich kommen bei den Cladoceren zweierlei Eier vor: einerseits solche, die sich ohne Befruchtung und ohne Ruheperiode entwickeln, andrerseits solche, für deren Weiterentwicklung sowohl eine Befruchtung als eine Ruheperiode notwendig ist. Erstere werden gewöhnlich Sommereier, letztere Wintereier genannt. Da letztere aber nicht bei allen Arten überwintern oder bei Eintritt des Winters ausgebildet werden, verwende ich statt dieser Benennungen die schon von Weismann vorgeschlagenen Namen Subitaneier und Dauereier. Unter einem Fortpflanzungscyclus versteht man bekanntlich die Generationsreihe vom Dauerei bis wieder zum Dauerei. Je nach der Weise, in welcher sich die Cyclen bei den verschiedenen Arten gestalten, hat Weismann diese in 3 Gruppen geteilt, nämlich:

1. Polycyclische Arten, bei denen es mehrere Male, gewöhnlich zweimal im Jahre, zur Bildung von Dauereiern kommt.

2. Monocyclische Arten, bei denen nur einmal im Jahre, und zwar im Herbste, Dauereier gebildet werden, und

3. Acyclische Arten, bei denen kein periodischer Wechsel von parthenogenetischer und sexueller Fortpflanzung vorkommt, sondern die letztere ganz weggefallen ist. Schon Weismann gab aber die Möglichkeit zu, es gäbe keine acyclischen Arten, sondern

nur acyclische Kolonien von Arten. Dies hat sich auch später bestätigt.

Der verschiedenartige Verlauf der Cyclen hat sich nun als eine genaue Anpassung an die äußern Existenzbedingungen herausgestellt, indem solche Arten, die wegen der Natur ihrer Wohnplätze zwei oder mehrere Male im Jahre einer Vernichtung ausgesetzt sind, polycyclisch sind, solche, für die dasselbe nur einmal im Jahre eintritt (wegen der winterlichen Eisbedeckung), monocyclisch, und solche Kolonien, die das ganze Jahr hindurch fortleben können, acyclisch sind. Es war daher schon vorweg zu vermuten, daß die Kürze des Sommers der mit arktischem Klima versehenen Gegenden einen tiefgreifenden Einfluß auf die cyclische Fortpflanzung der Cladoceren ausüben würde.

Dieser Einfluß ist auch von zwei Forschern studiert worden. Zschokke [119; 121 p. 170 f.] wandte bei seinen Untersuchungen über die Süßwasserfauna der Schweizer Alpen seine Aufmerksamkeit auch dieser Frage zu. Unter seinen Resultaten sind es besonders folgende, die uns hier interessieren:

1. „In den meisten Fällen weicht der hochalpine Cyclus von demjenigen, den die entsprechende Art in der Ebene durchläuft, prinzipiell nicht ab.“ Zschokke meint damit, daß die in der Ebene polycyclischen Arten dies auch in den Hochgebirgen sind.

2. „An ganz hochgelegenen Fundorten scheinen 2 Sexualperioden durch Rückschieben und Vorrücken zusammenzufallen. So entsteht aus dem Bild einer polycyclischen Generationsfolge dasjenige einer monocyclischen.“

3. „Die eigentlichen Hochalpengewässer beherbergen nur polycyclische Cladoceren.“

4. „Arten von Cladoceren, die unter günstigen Umständen in der Ebene acyclisch sind und sich nur parthenogentisch fortpflanzen, bleiben im Hochgebirge unter allen Umständen polycyclisch.“

Wie wir später finden werden, verhalten sich die schwedischen Hochgebirgscladoceren nicht ganz auf dieselbe Weise. Es mag auch bemerkt werden, daß viele der von Zschokke untersuchten Gewässer gar nicht arktische Verhältnisse darbieten.

Zu andern Schlüssen kam Wesenberg-Lund [106] durch seine Untersuchungen über die grönländische Fauna. Seine Arbeit enthält das wichtigste, was man bisher von den Fortpflanzungsverhältnissen der arktischen Cladoceren kennt. Von spätern Forschern ist sie jedoch nicht in gebührender Weise berücksichtigt worden, vermutlich

weil sie in dänischer Sprache geschrieben ist. Ihre Hauptresultate sind die folgenden:

1. Die Cladoceren Grönlands sind immer monocyclisch, niemals polycyclisch oder acyclisch.

2. Die parthenogenetische Fortpflanzung spielt sowohl betreffs der Zahl der Generationen als derjenigen der jedesmal hervorgebrachten Eier eine viel beschränktere Rolle als in südlichern Gegenden, und die sexuelle tritt um so mehr hervor.

Mit diesen Befunden stimmen meine eigenen Beobachtungen besser überein, allein nicht vollständig. Dies beruht teils auf faunistischen Unterschieden zwischen den beiden betreffenden Gebieten, teils wohl auch darauf, daß Wesenberg-Lund seine Schlüsse aus einem Material ziehen mußte, das nicht von ihm selbst und auch nicht speziell für die Lösung dieser Fragen gesammelt war. Endlich dürfte auch bisweilen eine und dieselbe Art in den beiden Gebieten sich biologisch verschiedenartig verhalten.

B. Die nord-schwedischen Hochgebirgscladoceren.

Was meine eigenen Untersuchungen betrifft, so habe ich sie unter besonderer Rücksichtnahme auf die Fortpflanzungstätigkeit der Tiere ausgeführt. Vor allem war ich bemüht, über die Einflüsse der Kürze des Sommers ins Klare zu kommen, und ich untersuchte daher insbesondere die hochgelegenen Gewässer der Grauweiden- und Flechtenregion.

Unten bespreche ich zunächst die beiden Polyphemiden, welche in vielem von den andern abweichen und sich besonders eigentümlich verhalten, dann die übrigen Cladoceren.

a) *Polyphemus pediculus* (Linné).

Von den vielen untersuchten Kolonien dieser Art mögen folgende als Beispiele aufgestellt werden:

1. Teichartiger See in der Birkenregion der Hochebene bei Puorek in den Sarekgebirgen. Alle Einsammlungen wurden an derselben Stelle des Ufers ausgeführt. Der See war bei meinem ersten Besuche vor kurzer Zeit aufgetaut.

1903. 25. Juni: Ungeheure Massen von Tieren. Von den erwachsenen tragen alle Subitaneier oder Embryonen und zwar in sehr großer Zahl, wodurch der Brutraum sehr hoch aufgetrieben wird. Von einigen willkürlich herausgenommenen Exemplaren hatte

jedes 23—38 Eier oder Embryonen. Männchen sind nicht vorhanden. Die erwachsenen Tiere sind sicher aus überwinterten Dauereiern ausgeschlüpft.

2. Juli: Ungeheure Massen. Neben ziemlich zahlreichen großen und sehr fruchtbaren Jungfernweibchen eine Unmasse von jungen Tieren, die offenbar die erste parthenogenetisch erzeugte Generation vertreten. Ausgewachsene Männchen noch nicht vorhanden.

12. Juli. Unter den zahllosen Massen kein einziges Weibchen mit Subitaneiern oder Embryonen, dagegen alle erwachsenen mit je 2—4, gewöhnlich 3 oder 4 Dauereiern. Manche von diesen Weibchen sind ziemlich klein und können vorher unmöglich Subitaneier erzeugt haben. Abgelegte Dauereier. Zahlreiche Männchen.

24. Juli: Nur sehr spärlich vorhanden, keine eiertragenden Individuen.

1. August: Die Jahreskolonie ist abgestorben.

6. August: do.

Damit mußten meine Untersuchungen dieses Jahr abgeschlossen werden. 1901, wo der Frühling früher als 1903 eintrat, untersuchte ich denselben See am 3. September und erbeutete da einige wenige Exemplare der Art.

2. Weiher auf der Baumgrenze in der Torne-Lappmark. Beim ersten Besuche am 11. Juli war das Tierleben in seiner ersten Entwicklung nach der Winterruhe begriffen: von den zahlreichen *Holopedium-* und *Eurycercus-*Individuen war noch kein einziges halb ausgewachsen.

11. Juli: Nur Jungfernweibchen und spärliche Junge.

22. Juli: Nur Jungfernweibchen und ziemlich zahlreiche Junge.

1. August: Nur wenige Jungfernweibchen. Zahlreiche junge, noch nicht eiertragende Tiere, unter ihnen viele Männchen.

Diese Daten, mit denen die Beobachtungen an vielen andern Kolonien übereinstimmen, lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die aus den Dauereiern im Frühling ausgeschlüpften Tiere sind lauter Jungfernweibchen und zeichnen sich durch eine sehr große Fruchtbarkeit aus. Sie erzeugen einen oder jedenfalls nur wenige Sätze von Jungen, wonach sie absterben. Die von ihnen erzeugte Brut, somit die zweite Generation, besteht sowohl aus Männchen als Weibchen. Letztere bilden nie Subitaneier, sondern nur Dauereier. Nachdem sie einen oder einige wenige Sätze solcher abgelegt haben, sterben sie und mit ihnen auch die ganze Kolonie ab. In den höher gelegenen Gewässern lebt diese nicht wieder während desselben

Sommers auf, denn daran verhindert sie der bald eintretende Winter. In den während einer längern Zeit eisfreien Gewässern der Birkenregion aber kann es, wie aus dem oben Gesagten und aus mehreren andern Beobachtungen hervorgeht, nach einer Ruheperiode wieder zu einem Aufleben der Kolonie kommen, jedoch wird sie nie so zahlreich, wie sie während des Frühsommers war. Dieses Aufleben muß darauf beruhen, daß einige Dauereier schon nach kurzer Ruhezeit sich entwickeln.

b) *Bythotrephes longimanus* Leydig.

Betrachten wir zunächst die *var. arctica*. Als Beispiele für ihr cyclisches Auftreten mögen folgende Angaben dienen. Sie beziehen sich auf denselben See auf der Ebene bei Puorek wie die vorhergehenden über *Polyphemus* und wurden in demselben Jahre 1903 gewonnen.

25. Juni: Nur kleine Individuen, offenbar aus den überwinterten Dauereiern ausgeschlüpft.

2. Juli: Obgleich die Tiere noch nicht völlig ausgewachsen sind, tragen sie schon je 7—9 Embryonen im Brutraum.

12. Juli: Viele alte Weibchen mit Embryonen, viele junge noch nicht völlig ausgewachsene Tiere, offenbar die zweite Generation. Unter ihnen befinden sich auch Männchen.

24. Juli: Viele alte Weibchen mit Embryonen, viele erwachsene Männchen, nur ein einziges Weibchen mit Dauereiern.

1. August: Viele Männchen, viele Weibchen mit gewöhnlich je 4—6 Dauereiern, kein einziges mit Embryonen.

6. August: Ebenso.

Dann mußten die Beobachtungen abgebrochen werden. Im Jahre 1901, wo ich sowohl die Kolonie dieses Sees als auch die Kolonien anderer Gewässer in der spätern Hälfte des Sommers beobachten wollte, konnte ich gegen Ende August kein einziges Tier auffinden, obgleich sie in denselben Gewässern zuvor massenhaft vorgekommen waren und obgleich die übrigen Cladoceren ihre geschlechtliche Fortpflanzung entweder soeben oder noch gar nicht angefangen hatten.

Der Generationscyclus gestaltet sich also folgendermaßen: Aus den Wintereiern gehen nur Jungfernweibchen hervor, welche einige wenige Sätze von Embryonen parthenogenetisch erzeugen. Diese zweite Generation setzt sich nur aus Geschlechtsweibchen und Männchen

zusammen, und nachdem die geschlechtliche Fortpflanzung eine kurze Zeit angedauert hat, stirbt die Jahreskolonie mitten im Sommer ab.

Die Hauptart verhält sich anders. Ihre Kolonien leben den ganzen Sommer hindurch, besitzen mehrere parthenogenetische Generationen, und erst gegen den Herbst tritt die sexuelle Fortpflanzung ein. Dies geschieht in den Gewässern der Birken- und Grauweidenregion in der zweiten Hälfte des August und Anfang September, in denen der obern Nadelwaldregion erst etwas später. Als Beispiele mögen folgende Daten dienen:

1. Teichartiger kleiner See (Avardojaure) der untern Grauweidenregion in Frostviken.

23. August: Männchen und Dauereiweibchen ungefähr gleich zahlreich. Keine Jungfernweibchen.

2. Kleiner Väktarsee (Lilla Väktarsjön) in der obern Nadelwaldregion in Frostviken.

8. August: Zahlreiche Jungfernweibchen, keine Dauereiweibchen, vereinzelte Männchen. Die Geschlechtsperiode also nahe bevorstehend.

28. August: Zahlreiche Jungfernweibchen, wenige Dauereiweibchen, wenige Männchen. Also Beginn der Geschlechtsperiode.

c) Die übrigen **Cladoceren.**

Abgesehen von den seltenen Arten, welche ich nicht genau beobachten konnte, stimmen die übrigen Cladoceren, mit einigen wenigen, unten zu erwähnenden Ausnahmen, unter sich überein. Sie sind nämlich monocyclisch, indem sie sich im Anfange des Sommers mehrere oder weniger Generationen hindurch, je nach der Dauer der eisfreien Zeit des betreffenden Gewässers, parthenogenetisch fortpflanzen, um am Ende des Sommers, oder in austrocknenden Pfützen früher, zu geschlechtlicher Vermehrung überzugehen, und zwar treten dann sowohl Männchen aus Dauereiweibchen bei allen Arten ohne Ausnahme sehr regelmäßig und in großer Zahl auf. Wenn ich sage, sie sind monocyclisch, so sehe ich ganz von den tiefern Gewässern ab, denn ich finde es sehr wohl möglich, daß viele Arten, namentlich die Lynceiden, unter dem Eise eine Zeitlang, möglicherweise den ganzen Winter weiterleben und eine zweite Geschlechtsperiode durchmachen können. Eine solche Lebensweise hat Wesenberg-Lund [107, p. 116] in Dänemark beobachtet, und er fand da eine zweite Geschlechtsperiode während des Winters. Auch andere Verfasser haben vielfach Cladoceren unter dem Eise lebend

angetroffen, und sogar in Grönland sind ähnliche Funde mitten im Winter gemacht worden [99]. Die tiefern Gewässer sind demnach im folgenden meistens außer acht gelassen. Nur für *Daphnia longispina var. intermedia* und Reihe *microcephala-galeata* und *Sida crystallina* werde ich solche berücksichtigen, weil ich nicht in der Lage war, ihre Fortpflanzungscyclen in sehr seichten Gewässern zu verfolgen, aber diese Tiere haben auch in den südlichern Ebenen nicht mehr als eine Geschlechtsperiode.[1])

Je nach der kürzern oder längern Dauer der eisfreien Zeit der verschiedenen Gewässer tritt die Geschlechtsperiode früher oder später ein. Da es uns natürlich am meisten interessiert zu sehen, inwieweit das arktische Klima den Generationscyclus abkürzen kann, gebe ich unten für jede Art die kürzeste Zeit an, binnen welcher der Verlauf des Generationscyclus abgeschlossen werden kann. Die mit „p" bezeichneten Arten sind in der mitteleuropäischen Ebene polycyclisch, die mit „m" bezeichneten monocyclisch (oder acyclisch).

	Arten:	Kürzeste Zeit des Abschlusses des Generationscyclus:
p, m	*Chydorus sphaericus*	$1^1/_4$ Monate
m	*Bosmina obtusirostris* (Hauptform und *f. arctica*)	$1^1/_4$ „
p	*Daphnia pulex*	$1^1/_4$ „
p	*Ceriodaphnia quadrangula*	$1^1/_4$ „
p [2])	*Scapholeberis mucronata*	$1^1/_4$ „
p	*Alonella excisa*	$1^1/_2$ „
	Daphnia longispina var. abbreviata	$1^1/_2$ „
p	*Acroperus harpae*	$1^1/_2$ „
p	*Alonopsis elongata*	$1^3/_4$ „
p	*Eurycercus lamellatus*	$1^3/_4$ „
m	*Holopedium gibberum*	2 „
p	*Lynceus affinis*	2 „
p	*Alonella nana*	2 „
m	*Daphnia longispina* Reihe *microcephala-galeata*	$2^1/_2$ „
p	*Daphnia longispina var. rosea*	$2^1/_2$ „
m [3])	*Daphnia longispina var. intermedia*	3 „
p	*Ophryoxus gracilis*	3 „
m	*Sida crystallina*	$3^1/_2$ „

1) Nur in Dänemark hat WESENBERG-LUND [109, p. 167] bei der erwähnten *Daphnia*-Reihe zwei Sexualperioden beobachtet.

2) Soll im Vierwaldstätter-See nach BURCKHARDT [6, p. 146] monocyclisch sein.

3) Bezieht sich auf nahestehende andere Formen der Art, da diese nicht im Süden gefunden ist.

Von *Holopedium* habe ich freilich Männchen oder Dauereiweibchen nicht gesehen, denn ich war nicht in der Lage, die Kolonien der kleinsten und seichtesten Gewässer im Herbste zu untersuchen. Da die Art aber in hochgelegenen Tümpeln von nur ein paar dm Tiefe leben kann, die erst Anfang August auftauen, so muß ihr Fortpflanzungscyclus notwendig binnen den angegebenen 2 Monaten vollendet werden können.

Die für die zuerst aufgeführten Arten angegebene kurze Zeit von $1^1/_4$ Monaten wurde in solchen kleinen Pfützen gefunden, welche wegen ihrer Lage sehr spät auftauen und außerdem wegen ihrer geringen Tiefe bald wieder austrocknen oder bis auf den Grund gefrieren.

Wenn auch in den Kleingewässern der höhern Hochgebirgsregionen alle Cladoceren monocyclisch sind, so können doch, vom oben besprochenen *Polyphemus pediculus* abgesehen, in der Birkenregion wenigstens *Daphnia pulex* und *Scapholeberis mucronata* polycyclisch werden. Von ihnen habe ich hier die erste Geschlechtsperiode schon Anfang bis Mitte Juli gefunden, und dann leben die Kolonien weiter fort. Die zweite Geschlechtsperiode habe ich zwar nicht konstatiert, da die Arten aber in den temperierten Gegenden polycyclisch sind, kann der Eintritt derselben im Herbste kaum angezweifelt werden.

Von *Daphnia longispina var. rosea* habe ich einige Male im Anfange des Sommers zahlreiche Männchen gefunden, welche allem Anscheine nach aus Dauereiern hervorgegangen waren, denn die Weibchen waren alle noch nicht völlig ausgewachsen, und keines trug Eier. Es ist dies, soweit ich weiß, der einzige bekannte Fall unter den Cladoceren, wo die Dauereibrut nicht ausschließlich aus Weibchen besteht. Diese Männchen schienen indes in keiner Beziehung zur Ausbildung von Dauereiern bei den Weibchen zu stehen, denn in einem andern ähnlichen Falle, wo die Weibchen älter waren, trug keines Dauereier, obgleich die Männchen sehr zahlreich vorhanden waren.

C. Vergleich mit den südlichen Kolonien derselben Arten.

Vergleichen wir die geschilderten Fortpflanzungsverhältnisse der Hochgebirgskolonien mit denen der südlichern Kolonien derselben Arten, so tritt vor allem die Tatsache hervor, daß die erst-

genannten monocyclisch sind, auch wenn dieselben Arten im Süden polycyclisch oder acyclisch sind. Hierin stimme ich also mit Wesenberg-Lund überein gegenüber Zschokke. Daß der letztgenannte Autor zu seiner zuvor erwähnten Auffassung kam, beruht wohl sicher darauf, daß die von ihm untersuchten Gewässer meistens während eines viel größern Teiles des Jahres belebt waren und gar nicht arktische Lebensbedingungen darboten. Indessen gibt er ja zu, daß in den allerhöchsten Gegenden nur eine Geschlechtsperiode auftritt. Daß Arten, die unter einem mildern Klima polycyclisch sind, in den nordschwedischen Hochgebirgen monocyclisch werden, ist indes an und für sich nichts Merkwürdiges, denn, wie schon Weismann hervorgehoben hat, die Polycyclie tritt eben bei denjenigen Arten auf, von denen wenigstens einige Kolonien zwei oder mehrere Male während des Jahres einer Vernichtung, z. B. durch Austrocknung oder Eisbelegung, ausgesetzt werden, und sie muß eben als eine Anpassung an diese Bedingungen angesehen werden. Auch im Süden werden die polycyclischen Arten monocyclisch, wenn sie in bald austrockenden Gewässern leben, und wenn dasselbe in unsern Hochgebirgen regelmäßig eintritt, erklärt es sich einfach dadurch, daß hier der bald eintretende Winter die Kolonien vernichtet, sobald sie die erste Sexualperiode zum Abschluß gebracht haben. Mit Wesenberg-Lund und im Gegensatz zu Zschokke muß ich demzufolge annehmen, daß die Monocyclie in diesen Fällen nicht dadurch entstanden ist, daß „zwei Geschlechtsperioden durch Rückschieben und Vorrücken zusammenfallen", sondern durch das Ausfallen des zweiten Cyclus. Hierin können wir also keine Anpassung an die arktischen Lebensbedingungen, keine biologische Veränderung der Tiere selbst erblicken.

Eine solche zeigt sich aber in der Kürze des Fortpflanzungscyclus. Die Dauer desselben ist in den Hochgebirgen viel kürzer als in den südlichern Ebenen. Von den uns jetzt beschäftigenden Arten haben in den letztgenannten Gegenden die Daphniden (*Daphnia pulex*, *D. longispina*, *Ceriodaphnia quadrangula* und *Scapholeberis mucronata*) die kürzesten Cyclen, doch habe ich in der Literatur keine erwähnt gefunden, die nicht wenigstens 2 Monate dauerten, meistens sind sie länger, und im Laufe des ganzen Sommers oder gar des ganzen Jahres kommen nur zwei Sexualperioden zur Entfaltung, was auch von den übrigen polycyclischen Arten (den Lynceiden und Lyncodaphniden) gilt. Im Vergleich damit sind die

Cyclen der Hochgebirgskolonien sehr kurz, und dies ist offenbar als eine Anpassungserscheinung zu betrachten.

In noch höherm Grade gilt dies von den im Süden monocyclischen Arten, denn auch solche können in arktischen Gegenden leben. Es sind dies: *Sida crystallina*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia longispina* Reihe *microcephala-galeata* und *var. intermedia* (im Süden durch sehr nahestehende Formen wie *lacustris* Sars u. A. vertreten) und *Bosmina obtusirostris* (im Süden durch nahestehende Arten vertreten). Sie zeigen, obwohl sie auch in den Hochgebirgen monocyclisch sind, das größte Anpassungsvermögen, denn die Cyclen sind bei ihnen noch mehr verkürzt worden. In den mittel-europäischen Seen pflegen sie vom Frühling aus bis zum Spätherbste sich nur parthenogenetisch fortzupflanzen, und erst dann tritt die Geschlechtsperiode ein, wenn sie nicht gar ganz ausfällt, wie es oft bei *Daphnia longispina* Reihe *microcephala-galeata*, *Chydorus sphaericus* und den der *Bosmina obtusirostris* nahestehenden Arten *longicornis*, *coregoni* und *longispina* der Fall ist, wenn die Kolonien den ganzen Winter hindurch fortleben können. Jedenfalls beträgt ihre rein parthenogenetische Periode in diesen Gegenden wenigstens 4—5, oft 8 Monate, für *Holopedium* schon im mittlern Schweden nach Lilljeborg [45, p. 63—64] 6 Monate, und dazu kommen noch ein paar Monate geschlechtlicher Vermehrung, bevor der Cyclus abgeschlossen ist. In schärfstem Kontrast dazu stehen die oben angegebenen geringen Zeiten von $3^1/_2$—$1^1/_4$ Monaten. Es ist daher nicht zu verwundern, daß man früher glaubte, nur polycyclische Arten könnten unter arktischen Bedingungen ihr Leben fristen. Zschokke [120, p. 186] sagt von ihnen: „Sie werden allein fähig sein, den ungünstigen Lebensbedingungen zu trotzen (Einfrieren, Austrocknen etc.) und die Species während der häufig eintretenden Vernichtungsperioden durch latente Keime zu retten."

Fragt man sich, wie viele Generationen unter so kurzer Cyclusdauer aus Jungfernweibchen bestehen können, so geben meine Untersuchungen keine exakte Antwort darauf. Ich habe wohl versucht, die Tiere zu züchten, weshalb ich sie in Gläsern oder aus Seidegaze angefertigten Käfigen isolierte, welche dann in den von den Tieren zuvor bewohnten Gewässern niedergesenkt wurden. Diese Bemühungen blieben jedoch meistens ohne Erfolg, teils weil die Tiere starben und teils weil ich durch die übrigen Arbeiten verhindert wurde, sie hinreichend zu überwachen. Für *Polyphemus* und

Bythotrephes longimanus var. arctica konnte ich indessen, wie erwähnt, nachweisen, daß ihre Kolonien nur eine einzige Generation von Jungfernweibchen enthalten, und auch für diejenigen Arten, die nach der obenstehenden Tabelle ihren Generationscyclus binnen $1^1/_4$ Monaten zum Abschluß bringen, gilt ohne Zweifel dasselbe. Denn nach den von Weismann ausgeführten Versuchen zu urteilen [103, 105], verlaufen von der Geburt eines Weibchens, bis es zum ersten Mal selbst Junge gebiert resp. Dauereier ablegt, bei *Daphnia pulex* etwa 20 Tage, bei *Moina rectirostris* und *paradoxa* etwa 17 bis 18 Tage, und nach meinen Angaben S. 83—85 dürfte für *Polyphemus* und *Bythotrephes* wenigstens eben so lange Zeit in Anspruch zu nehmen sein. Wenn wir zwei Generationen — eine parthenogenetische und eine zweigeschlechtliche — annehmen, müßte also die doppelte Zeit oder 35—40 Tage gefordert werden, und dies stimmt mit der angegebenen Zeit überein. Das dreifache oder 52—60 Tage, was drei Generationen entspricht, überschreitet dagegen diese Zeitdauer. Die für die Entwicklung zweier Generationen berechnete Zeit ist indes die kürzest mögliche, denn es werden von den Weibchen der ersten Generation mehrere Sätze von Embryonen abgelegt, und alle Tiere der zweiten Generation werden deshalb nicht so frühzeitig fortpflanzungsfähig, wie es oben angenommen wurde. Ich vermute daher, daß man nur eine einzige parthenogenetische Generation im Cyclus auch für diejenigen Kolonien annehmen muß, welche binnen $1^3/_4$ Monaten ihre cyclische Entwicklung abschließen müssen, also für *Daphnia pulex*, *D. longispina var. abbreviata*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Scapholeberis mucronata*, *Bosmina obtusirostris*, *Eurycercus lamellatus*, *Acroperus harpae*, *Alonopsis elongata*, *Alonella excisa* und *Chydorus sphaericus*. Bei den hochgelegensten Kolonien dieser Arten ist also der Generationscyclus so sehr verkürzt, wie es unter Beibehaltung der Parthenogenesis überhaupt möglich ist. Betreffs der grönländischen Kolonien von *Eurycercus glacialis*[1]) und *Scapholeberis mucronata* ist eine ähnliche Vermutung schon von Wesenberg-Lund ausgesprochen worden.

Die cyclische Fortpflanzung der Cladoceren ist zweifelsohne keine primäre, sondern eine ziemlich spät erworbene Eigenschaft, und befruchtungsbedürftige Dauereier bildeten die einzige Eiform der Urcladoceren, wie schon Weismann in überzeugender Weise

1) Nach Lilljeborg [45] beziehen sich Wesenberg-Lund's Angaben über *E. lamellatus* auf diese Art.

klargelegt hat [105, p. 216—220]. Trat die Fähigkeit zur parthenogenetischen Fortpflanzung einmal ein, so lag dem das Bedürfnis zugrunde, die Individuenzahl vor dem Ablegen der Dauereier zu erhöhen, und letztere mußten den Cyclus abschließen. Natürlich kam die Ausbildung der parthenogenetischen Generationen erst allmählich zustande, und wir müssen daher mit WEISMANN annehmen, daß die älteste Form des Cladocerencyclus aus einer parthenogenetischen und einer zweigeschlechtlichen Generation zusammengesetzt war, also auf dieselbe Weise wie bei den oben genannten Arten. Jedoch dürfte diese Übereinstimmung nur eine Analogie sein, der arktische Verlauf des Cyclus dürfte erst durch Anpassung aus einem längern Verlauf entstanden sein, wenigstens gibt es keine Tatsache, die uns zu der Annahme zwingt, er sei der ursprüngliche Verlauf und von den Urcladoceren auf die jetzt lebenden arktischen Kolonien unverändert übertragen worden. Dies gilt jedoch nicht, wie wir sogleich sehen werden, von den Polyphemiden.

Wie diese weitgehenden Anpassungen zustande gekommen sind, lehrt uns die Beobachtung der südlichern Kolonien. Bei diesen treten gar nicht alle Geschlechtstiere zu derselben Zeit auf, sondern die Geschlechtsperiode spielt sich innerhalb einer geraumen Zeit ab; zuerst findet man einzelne Männchen und Dauereiweibchen, dann nimmt ihre Zahl allmählich zu, und die geschlechtliche Vermehrung verdrängt mehr oder weniger vollständig die parthenogenetische. Oder mit andern Worten, das Auftreten der Geschlechtstiere ist nicht an absolut bestimmte Generationen gebunden, sondern es machen sich in dieser Hinsicht individuelle Variationen geltend. Dies ist auch durch die von WEISMANN ausgeführten Versuche tatsächlich bewiesen. Hiermit ist auch die Möglichkeit gegeben, daß die äußern Einflüsse durch natürliche Auslese die geschilderte Kürze der arktischen Kolonien-cyclen bewirkt haben, und man braucht gar nicht anzunehmen, dies beruhe auf direkter Einwirkung äußerer Einflüsse. Es läßt sich sogar nachweisen, daß eine solche nicht existiert. Die Wärme kann die Sexualität nicht hervorrufen, denn bei derselben Temperatur, bei welcher sie in einem Gewässer eintritt, herrscht in einem andern ungeschlechtliche Vermehrung, und die geschlechtliche tritt in einer Wasseransammlung bei ihrer höchsten Temperatur, in einer andern bei ihrer niedrigsten ein. Ebenso erweist sich der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung als von andern äußern Einflüssen, wie Verminderung der Wassermasse, zufälliger Eisbelegung usw., nicht direkt abhängig, sondern er beruht

nur auf der durchschnittlichen Dauer der Zeit, welche der betreffenden Kolonie für ihre Entwicklung frei steht. Infolgedessen war im Jahre 1901, wo der Frühling ungewöhnlich früh eintrat, die Dauereibildung in manchen Gewässern schon lange vor dem Ende des Sommers eingetreten, 1903 dagegen, wo der Frühling später kam, hatte in denselben Gewässern die Dauereibildung zu denselben Zeiten noch nicht begonnen.

Bisher wurden in der vergleichenden Darstellung die Polyphemiden ganz außer Acht gelassen, weil sie nicht unter dieselben Gesichtspunkte wie die übrigen fallen. Die Hauptform von *Bythotrephes longimanus* besitzt freilich eine zu Ende des Sommers eintreffende Geschlechtsperiode, wie es bei den übrigen Arten der Fall ist, die *var. arctica* dieser Art und *Polyphemus pediculus* weisen jedoch ein anderes Verhalten auf.

Wie aus den oben gegebenen Tabellen über ihr Auftreten hervorgeht, haben die Fortpflanzungscyclen dieser Tiere nur eine einzige parthenogenetische Generation, und nach dem Abschlusse der darauf folgenden geschlechtlichen Fortpflanzung stirbt die Kolonie aus. Dies pflegt mitten im Sommer einzutreten, wo noch die Gewässer der Birkenregion und des untern Teiles der Grauweidenregion, wo diese Tiere ausschließlich (*Bythotrephes*) oder hauptsächlich (*Polyphemus*) vorkommen, eine nicht unbedeutende Zeit eisfrei sind, die meisten $1\,^1/_2$ Monate auch nach spät eintretendem Frühling, und diese Zeit geht daher für die Kolonien verloren. Es liegt auf der Hand, daß dies keine Anpassung an die äußern Bedingungen ist, und die Erscheinung kann nicht verstanden werden, wenn man annehmen wollte, die Vorfahren der nordischen Kolonien seien mit mehreren Generationen von Jungfernweibchen ausgerüstet gewesen, wie das bei den südlichern Kolonien tatsächlich der Fall ist. Bei *Bythotrephes* ist die parthenogetische Fortpflanzung in der Schweiz während 6—$8\,^1/_2$ Monaten die einzig herrschende, es finden sich wenigstens 8—10 Generationen von Jungfernweibchen, und die ganze Kolonieperiode dauert $8\,^1/_2$—12 Monate [105, p. 165; 6, p. 143; 22]. Ähnliches wurde auch in Dänemark beobachtet [109]. Eine Verkürzung der Kolonieperiode in der Weise, daß sie nur den halben Sommer in Anspruch nähme, hätte keinen Sinn, sie wäre im Gegenteil schädlich, denn sie würde die Zahl der Dauereier beträchtlich herabsetzen. Die kurzen Generationscyclen bei *Bythotrephes longimanus var. arctica* und *Polyphemus pediculus* können daher nur als ursprüngliche Verhältnisse gedeutet werden.

von denen aus die längern Cyclen der südlichern Kolonien durch Vermehrung der parthenogenetischen Generationen entstanden sind.

Weshalb diese Vermehrung nicht bei den nordischen Hochgebirgskolonien der beiden genannten Tierformen eingetreten ist, glaube ich dadurch erklären zu können, daß diese unter ursprünglichern und günstigern Bedingungen leben als die südlichen Kolonien. Diese letztern führen einen intensivern Kampf ums Dasein, und deshalb wurde eine Vermehrung der parthenogenetischen Generationen und die daraus resultierende Vermehrung der Dauereier von größerm Gewicht als bei den nordischen Kolonien, welche ihrer nicht bedürfen. Auch producieren die Tiere im Süden jedesmal eine kleinere Zahl von Eiern als im Norden, und einen Ersatz hierfür mußten sie sich in der angegebenen Weise verschaffen. Dem Nachweise, daß sie im Süden unter ungünstigen und sekundären Verhältnissen leben, werde ich im folgenden besondere Kapitel widmen (S. 137 u. 138).

WESENBERG-LUND [104 p. 114] glaubte, wie erwähnt, aus seinem grönländischen Material schließen zu können, daß die parthenogenetische Fortpflanzung unter arktischen Lebensbedingungen auch in der Weise herabgesetzt wird, daß die Jungfernweibchen jedesmal eine viel kleinere Zahl von Embryonen ablegen als gewöhnlich. Für die beiden Polyphemiden trifft dies, wie ich später ausführlicher besprechen werde (S. 138 u. 147), nicht zu, denn sie besitzen im Gegenteil im Norden eine viel größere Fruchtbarkeit. Auch von den übrigen Cladoceren habe ich eine wenigstens ebenso hohe Zahl beobachtet, wie es in der Literatur für die südlichern Gegenden angegeben wird, bei der ersten Frühlingsgeneration von den limnetischen Formen von *Daphina longispina* gewöhnlich sogar mehr als im mittlern Europa, nämlich bis zu 15.[1])

1) Der genannte Verfasser gibt von *Bosmina obtusirostris f. arctica* an, sie habe in Grönland stets eine sehr große Zahl von Dauereiern, 10—20, und auch sei bei den Dauereiweibchen die Schale nicht im geringsten Grade umgewandelt. Wenn diese Beobachtung wirklich richtig ist, was mir sehr fraglich erscheint, wäre es eine Abweichung von dem bei allen Bosminen, auch den nord-schwedischen, herrschenden Verhältnis, bei denen nur 1 Dauerei vorhanden und die Rückenschale immer dabei besonders umgebildet ist.

2. Die Fortpflanzung und der Lebensverlauf der verschiedenen Generationen bei den Copepoden.

A. Besprechung der einzelnen Arten.

Bei den Centropagiden konnte ich in vielen Gewässern das Auftreten der einzelnen Generationen verfolgen. Von den übrigen Copepoden ist mir dies nur bei *Cyclops scutifer* gelungen, mit dem *C. strenuus* wahrscheinlich übereinstimmt. Die übrigen bekommt man gewöhnlich in so spärlicher Individuenzahl, daß auf den Verlauf der Fortpflanzung keine sichern Schlüsse zu ziehen sind. Es mag nur erwähnt werden, daß sie sich, wie das auch in den Ebenen vielfach beobachtet wurde, auch bei sehr niedrigen Temperaturgraden fortpflanzen. So fand ich *Cyclops gigas, vernalis* und *serrulatus* in den Seen der Flechtenregion in Fortpflanzung begriffen, schon wenn die Eisdecke nur teilweise gebrochen und das Wasser nur auf + 1° C erwärmt war, sie müssen daher wenigstens eine Zeitlang unter dem Eise leben können. Die *Canthocamptus*-Arten dagegen scheinen, nach meinem spärlichen Material zu urteilen, sich erst später fortpflanzen zu können, und die im Frühling gefundenen Tiere waren noch nicht ausgewachsen.

Cyclops scutifer Sars.

In der Birkenregion trifft man diesen Kruster beim Eisbruche durch zahlreiche Nauplius-Brut vertreten und etwa 2 Wochen später die Kolonie in lebhafter Fortpflanzung: Männchen und Weibchen sind massenhaft vorhanden, und letztere tragen Eiersäcke mit gewöhnlich je 25—30 Eiern. Die Nauplien sind spärlich und verschwinden allmählich. Nach kurzem wird die Eibildung schwächer, die Eiersäcke enthalten nur etwa je 5 Eier, und ungefähr 1 Monat nach dem Intensitätsmaximum finden sich nur vereinzelte erwachsene Individuen: die erste Generation ist im Begriff auszusterben. Gleichzeitig oder etwas später treten große Massen von Nauplien auf, welche offenbar die zweite Generation vertreten. Diese ist gegen den Herbst ausgewachsen, doch habe ich sie nicht in Fortpflanzung beobachtet, welche erst im Spätherbst stattfindet.

Diese Beobachtungen wurden in seichten, nur 2—4 m tiefen teichartigen Seen gemacht. In tiefern Seen dagegen trifft man den

ganzen Sommer hindurch junge und alte Tiere durcheinander gemischt, was darauf beruhen dürfte, daß in solchen Seen die Temperatur in verschiedenen Tiefen sehr ungleich ist und die Eier daher zu verschiedenen Zeiten zum Ausschlüpfen gelangen.

Am sichersten ist die Kolonieentwicklung in kleinen und seichten Weihern zu verfolgen, in denen das Aufleben aller Jungen zu derselben Zeit eintrifft. In einem solchen, in der Birkenregion gelegen, wo die Eisschmelzung wahrscheinlich Mitte Juni beendigt war, machte ich über die Kolonie folgende Beobachtungen:

7. Juli: Zahlreiche Männchen und Weibchen, letztere mit ungefähr 10 Eiern in jedem Eiersacke. Keine Jungen.

11. Juli: Ebenso.

21. Juli: Die Kolonie ist weniger zahlreich, die meisten Weibchen ohne Eier und die eintragenden mit nur wenigen solchen. Keine Jungen.

1. August: Ebenso.

14. August: Nur wenige Tiere, keines mit Eiern, keine Jungen.

Die Entwicklung verläuft also in derselben Weise wie bei der ersten Generation der soeben geschilderten kleinern Seen.

In den Seen der Flechtenregion trifft man zwar neben einer großen Masse von Nauplien und halberwachsenen Jungen schon während des Eisbruches einige geschlechtsreife Tiere, von denen die Weibchen mit anhaftenden Spermatophoren versehen sind, jedoch tritt die Hauptvermehrung erst gegen Ende des Sommers ein, wenn das Wasser eine Temperatur von + 3—9° C erreicht hat. Da diese Seen sich bald wieder mit Eis bedecken, tritt wahrscheinlich keine Fortpflanzungsperiode vor dem nächsten Sommer ein, und die Jahreskolonien bestehen nur aus einer einzigen Generation.

Dies ist ganz sicher der Fall in solchen Weihern der Flechtenregion, in denen das Wasser bis zum Grunde gefriert. Hier tritt die Fortpflanzungsperiode zu Ende des Sommers ein, und die Tiere müssen im Dauerstadium den ganzen Winter durch schlafen.

So viele Eier in jedem Eiersack wie in der Birkenregion habe ich nicht in der Flechtenregion gefunden.

Nach den Beobachtungen, die ich über *Cyclops strenuus* anstellen konnte, scheint auch seine Fortpflanzung zu denselben Zeiten wie bei der vorhergehenden Art einzutreffen. Indessen kam er nicht in denjenigen Gewässern vor, welche ich in dieser Hinsicht systematisch untersuchte.

Diaptomus graciloides Lilljeborg.

Diese Art verhält sich verschieden, je nachdem sie in größern oder kleinern Wasserbecken lebt. In den erstgenannten setzt sich der Jahrescyclus aus wenigstens zwei Generationen zusammen, was aus folgenden Daten hervorgeht:

Kolonie im See Abiskojaure in der Birkenregion in der Torne-Lappmark:

17. Juli: Weder an der Oberfläche noch in der Tiefe fanden sich Junge, alle Individuen waren geschlechtsreif und fast alle Weibchen trugen Eiersäcke mit je etwa 16 Eiern. Temperatur der Oberfläche + 8,3 ° C.

13. August: Nebst in Fortpflanzung begriffenen Individuen mit je 8—17 Eiern zahlreiche junge Brut. Temperatur der Oberfläche + 11 ° C. Wegen der Abwesenheit von Jungen am 17. Juli müssen die am 13. August auftretenden Jungen eine neue Generation vertreten. Die Eiersäcke der alten Tiere enthielten auch oft fast fertiggebildete Nauptien. Ähnliches wurde auch in andern Seen beobachtet.

Im Spätherbste (September) kommen nur alte Tiere vor, die Weibchen mit Eiern oder anhaftenden Spermatophoren, dagegen keine Jungen, und ich muß daher schließen, daß wenigstens ein grosser Teil dieser alten Tiere die zweite Generation vertritt.

Die Art kann sich auch bei sehr niedrigen Temperaturgraden fortpflanzen und ihre Entwicklung während des Frühlings schon unterhalb der Eisdecke beginnen. So war sie im Torne-Träsk schon eine Woche nach dem Eisbruche in Fortpflanzung begriffen, und am 25. Juli, als die Oberfläche dieses Sees nur auf + 3,1 ° C erwärmt war, trugen die Weibchen ebenfalls Eier. Die Anzahl dieser betrug aber in jedem Eiersacke nur 2—7, somit viel weniger als im Abiskojaure. Auch im See Nakerjaure fanden sich am 29. Juni bald nach dem Eisbruche zahlreiche erwachsene Tiere mit je 8—9 (—18) Eiern.

In kleinen und seichten Wasserbecken, welche ebenfalls diese Art oft beherbergen, kann sie nicht mehr als eine Generation jedes Jahr entfalten. Nachdem diese die Eier abgelegt hat, beginnt schon der Winter, und das Wasser gefriert bald bis auf den Grund. Die Zeit, welche eine Generation für ihr Leben beansprucht, versuchte ich in einem solchen Weiher zu beobachten, wobei sich folgende Daten ergaben. Der Weiher dürfte etwa Mitte Juni eisfrei geworden sein.

7. Juli: Zahlreiche junge Tiere, die größten etwas mehr als halberwachsen.

11. Juli: Ebenso.

21. Juli: Zahlreiche junge Tiere, die größten haben beinahe die definitive Körperlänge erreicht, bei keinem aber ist das Genitalsegment völlig ausgebildet.

1. August: Sowohl noch nicht ausgewachsene als völlig ausgebildete Tiere, keines aber mit Eiern.

14. August: Alle Individuen sind ganz ausgewachsen, einige sind mit anhaftenden Spermaballen versehen und haben also copuliert, keines trägt Eier.

Sicher hatte wohl die Entwicklung 2 Wochen vor der ersten Beobachtung gedauert. Noch 2 andere Wochen dürften für die Fortpflanzung erforderlich sein, und die ganze Lebenszeit einer Generation würde daher etwas mehr als 2 Monate in Anspruch nehmen.

Diaptomus laticeps Sars.

Ihn habe ich nur in größern Seen gefunden. In der Mitte oder spätern Hälfte des August waren in den Seen der Birkenregion meist noch junge Tiere vorhanden, die ausgewachsenen waren spärlicher, und die Fortpflanzung hatte noch nicht angefangen. So in den Seen Teusajaure in der Lule-Lappmark, Sipmikjaure und Frinejaure in Frostviken. Im Großen Väktarsee (Stora Väktarsjön) in Frostviken auf der Grenze zwischen der Birken- und Nadelwaldregion fanden sich noch Ende Juli nur Junge, in der ersten Hälfte des August traten ausgewachsene Tiere auf, und am Ende desselben Monats trugen die Weibchen je 7—12 Eier. Der See wurde dasselbe Jahr Ende Juni eisfrei, die Fortpflanzung trat somit 2 Monate nach dem Eisbruche ein. Diese Beobachtungen wurden während eines ungewöhnlich spät eintretenden Sommers angestellt, in gewöhnlichen Fällen dürfte die Fortpflanzung in der Birkenregion Mitte August beginnen.

Diaptomus laciniatus Lilljeborg.

Weder in größern noch kleinern Wasserbecken entwickelt sich von dieser Art mehr als eine einzige Generation. Das Ausschlüpfen der Jungen findet erst nach dem Eisbruche statt, und die Entwicklung bis zum Fortpflanzungsstadium dauert kaum 2 Monate, so-

wohl in größern als kleinern Gewässern. Als Beispiele mögen die beobachteten Kolonien in folgenden Gewässern dienen:

1. Der See Tjäurajauratj im untersten Teile der Flechtenregion in den Sarekgebirgen:

23. Juni 1901: Der See war noch fast völlig eisbedeckt. Weder Nauplien noch ältere Stadien.

28. Juni 1903: Der See völlig eisbedeckt. Kein Leben.

2. August 1903: Der See war seit kaum 2 Wochen eisfrei. Zahlreiche Nauplien, aber nur 2 Tiere, welche über das Naupliusstadium hinausgekommen waren.

1.—3. Juli 1901: Der See wurde eisfrei, und frühestens zu dieser Zeit kann also das Ausschlüpfen stattgefunden haben.

2. September 1901: Alle Tiere geschlechtsreif, viele mit Eiern, diese je 3—8, gewöhnlich 4—6. Temperatur des Oberflächenwassers + 8 ° C.

2. Kleiner Weiher, 25 m lang und höchstens 1 m tief, in der Grauweidenregion auf dem Gipfel des Gebirges Avardo (Väktarklumpen) in Frostviken:

25. Juli: Halberwachsene und größere Junge, keines ausgewachsen.

14. August: Keine ausgewachsenen Tiere.

24. August: Neben zahlreichen jungen Tieren, bei denen die Flügel am Hinterrumpfe eben angedeutet sind, finden sich sehr spärlich geschlechtsreife Tiere, keines jedoch mit Eiern.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen, wenn der Frühling zu normaler Zeit eintritt, beginnt die Fortpflanzung in der Grauweidenregion in der spätern Hälfte des August. Die Zahl der Eier ist gewöhnlich 6—7, seltener nur 3 oder bis zu 11. Die Wassertemperatur während der Fortpflanzung schwankte während des ungewöhnlich warmen Sommers 1901 zwischen + 8 ° und + 14,3 ° C.

Diaptomus denticornis Wierzejski.

Auch dieser scheint ungefähr 2 Monate für die Entwicklung bis zum eiersacktragenden Stadium zu bedürfen. Dieses beginnt in der Birkenregion, auch in seichten Tümpeln, welche nicht vor Mitte Juni auftauen, gewöhnlich Mitte August. 1901, als der Frühling und daher auch die Fortpflanzung der Art ungewöhnlich früh eintrat, dauerte diese noch wenigstens einen Monat fort, eine zweite Generation kam aber nicht zur Entwicklung. Die Eier sind sehr zahlreich, gewöhnlich 20—35, bisweilen nur 10 oder bis zu 60. Die

Temperatur des Wassers betrug während des warmen Sommers 1901 oft bis zu 15—18° C.

Heterocope saliens (LILLJEBORG).

Zur Beleuchtung der Kolonieentwicklung mögen folgende Beobachtungen angeführt werden, die in einem teichartigen, aber ausgedehnten See auf der Ebene bei Puorek in der Birkenregion der Sarekgebirge gemacht wurden. Der See wurde in dem betreffenden Jahre 1903 Mitte Juni eisfrei.

25. Juni: Zahlreiche Nauplien, keine ältern Stadien.

2. Juli: Nauplien und Metanauplien zahlreich, nur sehr spärliche ältere Junge.

12. Juli: Kleine, etwas mehr als halberwachsene Junge.

24. Juli: Die Tiere beinahe ausgewachsen, aber noch nicht geschlechtsreif.

1. August: Zahlreiche alte Männchen und Weibchen mit an der Genitalöffnung haftenden Spermatophoren oder Samenballen. Keine Jungen.

6. August: Ebenso.

Zum Vergleich mögen folgende im Jahre 1901 auf derselben Stelle in demselben See erhaltenen Befunde dienen:

10. Juli: Die Kolonie hat dieselbe Entwicklung erreicht wie am 1. August 1903.

3. September: Alte, gewöhnlich mit Parasiten dicht bewachsene Tiere kommen massenhaft vor. Keine Nauplien oder andere Jungen.

Daß im Jahre 1901 fast 2 Monate nach dem Eintreten der Geschlechtsreife noch keine Jungen aus den abgelegten Eiern ausgeschlüpft sind, beweist, daß keine zweite Generation zur Ausbildung gelangt, sondern alle Eier überwintern. Denn der Sommer 1901 trat 2—3 Wochen früher als gewöhnlich ein, und Anfang September war die Kolonie dieses Jahr in ihrer Entwicklung ebenso weit vorgeschritten, wie wenn unter gewöhnlichen Verhältnissen der Winter eben beginnen will.

Zur Entwicklung bis zum Eintreten der Geschlechtsperiode bedarf die Art somit kaum $1^1/_2$ Monate, also einer kürzern Zeit als die übrigen Centropagiden, obgleich das Tier beträchtlich größer als diese ist. Die Fortpflanzung beginnt in der Birkenregion im allgemeinen Anfang August, in der Grauweidenregion etwas später, und die Tiere leben dann, wenn es die äußern Bedingungen zulassen, wenigstens noch zwei Monate, im ganzen somit wenigstens $3^1/_2$ Mo-

nate, möglicherweise noch länger. In den meisten von *Heterocope* belebten Gewässern der Birkenregion stieg die Temperatur während des warmen Sommers 1901 bis auf 18° C, in der Grauweidenregion dagegen lebte er auch in kalten Seen.

B. Vergleich mit den südlichen Kolonien derselben Arten.

Ein die Hochgebirgskolonien sämtlicher soeben besprochener Arten auszeichnendes biologisches Merkmal liegt darin, daß sie den Winter in Ruhezuständen überdauern oder wenigstens überdauern können. Ersteres ist immer der Fall in den kleinen Gewässern, denn in ihnen tritt die Jahreskolonie erst nach dem Auftauen auf. Wie aus den soeben mitgeteilten Fangdaten ersichtlich ist, gilt dies auch in den Seen betreffs *Diaptomus laticeps*, *D. laciniatus*, *D. denticornis* und *Heterocope saliens*. Wie sich *D. graciloides* und *Cyclops scutifer* in dieser Hinsicht verhalten, konnte ich nicht sicher feststellen, möglicherweise leben sie in einigen Seen den ganzen Winter hindurch.

Es fragt sich nun, auf welchem Stadium die Tiere während des Ruhezustandes verharren. Bei *Heterocope*, welche die Eier sogleich zu Grunde sinken lassen, ohne sie in Eiersäcken mit sich herumzutragen, konnte ich der befruchteten Eier nicht habhaft werden und muß für diese Art also die Frage unbeantwortet lassen. *Cyclops scutifer* trägt in seichten Tümpeln auch am Ende des Sommers unmittelbar vor der Eisbelegung in den Eiersäcken schon fast fertig gebildete Nauplien, und es ist m. E. daher sehr wahrscheinlich, daß die ausgeschlüpften Nauplien in lethargischem Zustande den Winter im Bodenschlamme zubringen. Eine solche Resistenzkraft ist für die Cyclopiden von Claus [10] und Schmeil [82] auch tatsächlich nachgewiesen. Das Dauerstadium der *Diaptomus*-Arten aber stellen wirkliche Dauereier dar. Um dies näher zu zeigen, mögen wir zuerst einen Blick auf die bisher gelieferten Mitteilungen über Dauereier bei den Copepoden werfen.

Solche sind nur bei einigen wenigen Arten beobachtet worden. Nordquist [60, p. 68] vermutete sie bei *Heterocope appendiculata*, aber erst in der letzten Zeit ist es Häcker [34, 35] und Wolf [112] gelungen, den sichern Beweis für ihre Existenz bei drei Arten zu erbringen, nämlich bei *Diaptomus denticornis*, *coeruleus* und *castor*. Möglicherweise finden sie sich nach Häcker auch bei *D. laciniatus*. Das gemeinsame Merkmal der Dauereier dieser Arten den Subitaneiern

gegenüber besteht erstens darin, daß die in den Eihüllen eingeschlossenen Embryonen, während sie im Eiersacke von den Muttertieren herumgetragen werden, ausschließlich auf den frühern Stadien stehen bleiben, während die Subitaneier auch die spätern Stadien bis zum fertigen Nauplius enthalten, und zweitens darin, daß bei den genannten Arten die Eihüllen oder die Eiersackhüllen außergewöhnlich stark ausgebildet sind.

Wie sich in dieser Hinsicht die 4 von mir untersuchten Arten verhalten, geht aus folgenden Angaben hervor, welche aus Schnitten durch von den Weibchen noch getragene Eiersackeier erhalten wurden. Für *D. graciloides*, der sowohl Dauereier als Subitaneier ausbildet, beziehen sie sich auf solche Eier, deren Embryonen sicher nicht vor dem nächsten Sommer ihre Entwicklung vollbracht haben würden.

Untersuchte Eiersäcke mit Dauereiern.

D. laciniatus: Viele Embryonen noch im Blastula-, viele im Gastrulastadium, letztere von 2, insgesamt 3 μ dicken Eischalen umgeben (Eidurchmesser etwa 120 μ) (Textfig. C).

D. denticornis: Die meisten Embryonen Blastulen, die ältesten Gastrulen, diese mit 2, insgesamt 2,8 μ dicken Eischalen (Eidurchmesser etwa 110 μ).

D. laticeps: Keine ältern Stadien als die Blastula, diese aber in den allermeisten Eiern vorhanden. Nur eine Eischale, 1,4 μ dick (Eidurchmesser etwa 135 μ).

D. graciloides: Fast alle Embryonen im Blastulastadium, keine ältern. Nur eine Eischale, 1,3 μ dick (Eidurchmesser etwa 125 μ) (Textfig. D).

Zum Vergleich mögen die Subitaneier der letztgenannten Art dienen, welche am Anfang des Sommers in den Seen Abiskojaure und Nakerjaure in der Torne-Lappmark erbeutet wurden. (Daß sie wirklich Subitaneier waren, geht aus den Angaben S. 97 hervor.) In den von den Weibchen noch getragenen Eiersäcken fand ich nur selten das Gastrulastadium oder jüngere Stadien, am häufigsten waren vorgeschrittenere Embryonen zu finden, oft beinahe fertig gebildete Nauplien. Bei einigen Weibchen waren die Nauplien aus den Eiersäcken schon ausgeschlüpft. Beim Blastulastadium war die Eischale nur 0,73 μ dick.

Die als Dauereier angenommenen Eier enthalten somit nur die frühesten Embryonalstadien, und in Anbetracht der Verhältnisse bei den von den genannten Forschern be-

schriebenen Dauereiern scheint mir dies ein hinreichender Grund für die Annahme zu sein, daß die Embryonen innerhalb der Eischalen den ganzen Winter überdauern. Dazu kommt auch, daß diese Schalen bei *D. laciniatus* und *denticornis* doppelt und allem Anschein nach sehr widerstandsfähig sind. Bei *D. graciloides* und *laticeps* habe ich zwar keine doppelte Hülle beobachtet, vielleicht

Fig. C.
Teil eines Dauereies von *Diaptomus laciniatus*. 600 : 1.

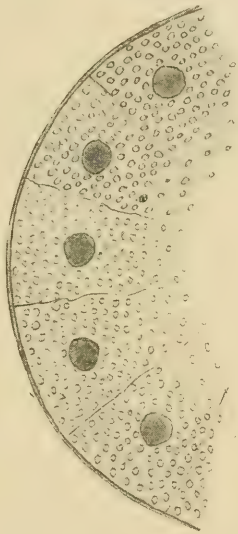

Fig. D.
Teil eines Dauereies von *Diaptomus graciloides*. 600 : 1.

haben sie nur eine einfache. Wie erwähnt, habe ich jedoch von ihnen keine ältern Stadien als die Blastula gefunden. Wird auch bei ihnen eine Gastrula vor dem Eintritt des Winters gebildet, und dies scheint mir sehr wahrscheinlich, obgleich es erst nach dem Ablegen des Eiersackes geschehen dürfte, so ist anzunehmen, daß auch eine zweite (innere) Eihülle ausgeschieden wird. Denn auch bei den beiden erstgenannten Arten besitzt die Blastula nur eine einfache Hülle, und die innere Schicht wird erst von der Gastrula gebildet. Jedenfalls ist auch die einfache Hülle bei der Blastula von *D. graciloides* fast doppelt so groß wie die Hülle des entsprechenden Stadiums der Subitaneier.

Wie wir im vorhergehenden gesehen haben, entwickelt sich von *D. laciniatus*, *denticornis* und *laticeps* in jedem Jahre nur eine einzige

Generation. Diese drei Arten producieren somit nur Dauereier. *D. graciloides* besitzt sowohl Subitan- als Dauereier, und zwar treten erstere im Frühsommer und Hochsommer in den Seen, letztere immer in den hochgelegenen kleinen Gewässern und wahrscheinlich auch gegen den Herbst in den Seen auf.

Unter den uns beschäftigenden Copepoden liegen für *Cyclops scutifer, Diaptomus denticornis, D. graciloides* und *D. laciniatus* Beobachtungen vor über die Fortpflanzung und den Generationsverlauf einiger Kolonien im temperierten Mittel-Europa. Sie sind von Burckhardt [5, 6], Häcker [34, 35] und Wesenberg-Lund [109] ausgeführt worden. Bei einem Vergleich mit den arktischen Kolonien der nord-schwedischen Hochgebirge haben sich interessante Resultate herausgestellt.

Die Geschwindigkeit der individuellen Entwicklung bis zum Eintritt der Eierproduktion ist in den beiden Gebieten sehr verschieden. Es wird das durch folgende Tabelle am besten veranschaulicht.

Zeitdauer vom Ausschlüpfen der Nauplien [1]) bis zum Austreten der Eier in die Eiersäcke.

	In Nord-Schweden	In Mittel-Europa
C. scutifer	höchstens 1 Monat (S. 95)	mehr als 4 Monate [6, p. 296, Separat p. 168]
D. denticornis	2 Monate (S. 99)	wahrscheinlich mehrere, sicher mehr als 2 Monate [34, p. 15; 35, p. 302]
D. graciloides	etwas mehr als 2 Monate (S. 97—98)	10 Monate [109, p. 197—198]
D. laciniatus	kaum 2 Monate (S. 98—99)	10—11 Monate [6, p. 293, Separat p. 165; 34, p. 19]

Die bei *C. scutifer* citierten Angaben gelten nach Burckhardt *C. strenuus*. Wie aber aus seinen Bemerkungen über das 4. und 5. Cephalothoraxsegment hervorgeht [5, p. 639], müssen die Tiere als *C. scutifer* bezeichnet werden, obgleich Burckhardt diese Art nach dem Vorgange Schmeil's mit *C. strenuus* vereinigt hat.

Die vier Arten entwickeln sich somit im Norden bedeutend schneller als im Süden, und es fragt sich nun, worauf dies beruhen kann.

1) Bei *C. scutifer* vielleicht eher vom Aufleben der Nauplien nach der Winterruhe.

Die Deutung läge vielleicht nahe, daß die Geschwindigkeit der Entwicklung der arktischen Kolonien als eine Anpassung an die Kürze des Sommers aufzufassen sei. Für *D. graciloides*, der in den Seen jedes Jahr 2 Generationen entwickelt, kann dies natürlich nicht zutreffen. Für die übrigen dürfte es jedoch in gewissem Sinne richtig sein, denn sicher ist wohl die Dauer der individuellen Entwicklung während der phylogenetischen Entwicklung der Art durch die äußern Lebensbedingungen geregelt worden, nicht aber in dem Sinne, daß die südlichen Kolonien den primären Standpunkt einnähmen, von dem aus die nördlichen durch sekundäre Anpassung an das arktische Klima zu ihrer beschleunigten Generationsentwicklung gelangt wären. Denn sowohl die geographische Verbreitung wie die weiter unten zu besprechenden Verhältnisse machen es ganz sicher, daß die Tiere ursprünglich nördlich und arktisch und daß die biologischen Eigentümlichkeiten der südlichen Kolonien erst sekundär erworben sind. Die nordische Herkunft ist auch von frühern Forschern, namentlich Zschokke, Burckhardt und Häcker, hervorgehoben worden. In dem vorliegenden Falle hätten wir also eigentlich zu erklären, wie die verlangsamte Entwicklung der südlichen Kolonien sich herausgebildet hat.

Mit dem Aufgeben des winterlichen Ruhezustandes kann die Verlangsamung nicht in direktem Zusammenhang stehen. Dies beweisen die Subitaneier von *D. graciloides*, denn sie entwickeln sich ebenso schnell wie die Dauereier. So waren im See Nakerjaure in der Torne-Lappmark zu Anfang des Sommers zahlreiche Nauplien aus den Subitaneiern ausgeschlüpft, und letztere enthielten, von den Weibchen noch getragen, bereits fertig gebildete Nauplien. Am Ende des Sommers aber waren alle voll erwachsen und hatten sich fortgepflanzt, unter Tausenden von Individuen fand sich kein einziges junges Tier. Auch hat Wolf [112, p. 103—104] gezeigt, daß bei einer andern Art, *D. castor*, die aus den Subitaneiern hervorgegangenen Generationen sogar nur 5—6 Wochen bedürfen, um die Geschlechtsreife zu erreichen, während die aus den Dauereiern entwickelten Tiere dazu wenigstens 2 Monate in Anspruch nehmen.

Ob die Sache durch andere Ursachen, z. B. Nahrungsverhältnisse, ihre Erklärung finden kann, will ich dahingestellt lassen. Unser Tatsachenmaterial ist noch nicht hinreichend, um die Frage in befriedigender Weise zu beantworten. Jedoch möchte ich glauben, daß die wahre Ursache in einer Abschwächung der natürlichen Auslese zu suchen ist. Wegen der Verlängerung des Sommers können

auch schwächere Individuen, die ihre Entwicklung nicht in der ursprünglichen kurzen Zeit zu vollbringen vermochten, zur Fortpflanzung gelangen, und durch die allmählich eintretende Panmixie (Weismann) mit solchen schwächern Tieren ist eine allgemeine Verlangsamung des Entwicklungslaufes bewirkt worden. Daß stenotherme Kaltwasserbewohner im Süden gewöhnlich schwächer als im Norden sind, geht auch aus folgender Vergleichung ihrer Größe und Eierproduktion hervor. Die Zahlen der nordischen Tiere sind dabei meinem nord-schwedischen Material und den Angaben von Sars [38] entnommen, die der südlichen sind nach den Angaben Burckhardt's [5, 6], Schmeil's [85], Zschokke's [120, p. 146], Wesenberg-Lund's [109, p. 197], Hartwig's [31, p. 134] und von de Guerne u. Richard [24] citiert oder an Tieren gemessen, die mir Herr Dr. V. Brehm aus Ober-Italien sandte.

	Körperlänge des ♀		Zahl der Eier in jedem Eisacke	
	Im Norden	Im Süden	Im Norden	Im Süden
C. scutifer [1])	bis 1,8 mm	?	bis 40, meist 15—30	2—14, meist 8 (Burchh.) 1—6 (Zschokke)
D. denticornis	2,3—2,6 mm	1,80—2,05 mm	bis 60, meist 15—30	?
D. laciniatus	1,5—2 mm	1,2—1,6 mm	3—11, meist 5—6	3—10, meist 5
D. graciloides	1,2—1,7 mm	1—1,3 mm	bis 20, meist ca. 15	2—5, meist 2. In Dänemark bis zu 18.
D. bacillifer	2,20 mm	1—1,5 mm		
H. saliens	2,6—2,9 mm	2,9 mm		

Mit der Eibildung bei den südlichen Kolonien von *D. denticornis* und *laciniatus* sind wir durch Häcker [34; 35, p. 303] bekannt gemacht worden. Nachdem wir oben das ursprünglichere Verhalten in den arktischen Gegenden kennen gelernt haben, stehen die vom genannten Verfasser gemachten Beobachtungen in neuem Lichte da.

Am zähesten hat *D. denticornis* die ursprüngliche Fortpflanzungsweise mit Dauereiern beibehalten, allein nicht vollständig, denn es treten auch Subitaneier auf und zwar in der Weise, daß im frühern Teil der Vermehrungsperiode die Subitaneier, im spätern Teil die Dauereier an Zahl überwiegen. Diese letztern haben, wie aus den Abbildungen Häcker's hervorgeht, eine ähnliche doppelte Umhüllung wie im Norden, die Embryonen scheinen aber eine Tendenz zu beschleunigter Entwicklung zu zeigen, denn Häcker fand sie, noch da

1) Von Burckhardt als *C. strenuus* bezeichnet. Siehe S. 104.

sie von den Weibchen umhergetragen wurden, oft auf dem sog. Trilobitenstadium stehend, welches von den von mir untersuchten Eiern niemals erreicht worden war, obgleich ich viele Eiersäcke untersuchte. Wenn es erlaubt ist, hieraus Schlüsse zu ziehen, so kann man hierin einen ersten Anfang zur Umbildung dieser Dauereier zu Subitaneiern sehen.

Diese Umbildung ist bei *D. laciniatus* noch weiter gegangen. Dieser pflanzt sich im Titisee im Schwarzwald, wo auch die übrigen Beobachtungen Häcker's gemacht wurden, während dreier Monate ausschließlich durch Subitaneier fort, und erst am Schluß der Fortpflanzungsperiode wurden „vereinzelte Weibchen gefunden, welche in ihrem Eisack an Stelle der 6 rasch zu Nauplien sich entwickelnden Eier nur ein oder zwei von einer dicken Hülle umschlossene, auf frühern Entwicklungsstadien befindliche Eier mit sich führten" [35, p. 306]. Von der Hülle sagt der Verfasser an einer andern Stelle [34, p. 16], daß sie bisweilen einfach ist, eine zweite Eihaut „läßt sich allerdings manchmal auch bei *D. laciniatus* nachweisen. Während sie aber hier nur eine dünne, dem Embryo dicht angeschmiegte Membran darstellt, ist sie bei *D. denticornis* ebenso wie die eigentliche Spezial-Eihaut eine sehr dicke Haut." Nun ist aber bei dem nördlichen *D. laciniatus*, wie aus der Textfig. C, S. 103 hervorgeht, die innere Hülle ebenso dick wie die äußere und ebenso dick, wie sie in den von Häcker gegebenen Abbildungen für *D. denticornis* dargestellt worden ist. Man muß also annehmen, daß die genannte Hülle bei den südlichen Kolonien dünner als bei den nördlichen ist, sie ist als ein rudimentäres Gebilde zu betrachten.

Die Verhältnisse bei den südlichen Kolonien der beiden Arten können nicht als eine beginnende Entwicklung zur Fortpflanzung mittels Dauereier gedeutet werden, denn es ist unmöglich einzusehen, wie solche diesen Kolonien nützlich werden könnten, die das ganze Jahr hindurch unbehindert fortleben können. Nur durch die Annahme einer auf arktische Existenzbedingungen ursprünglich gerichteten Anpassung kann die Fortpflanzung der südlichen Kolonien von *Diaptomus denticornis* und *laciniatus* ihre Erklärung finden. Ihre Dauereibildung ist eine Reminiscenz der ursprünglichen Fortpflanzungsweise, und ihre Subitaneier sind eine sekundäre Erwerbung. Die Fortpflanzungsweise giebt also eine neue Stütze für die schon durch die geographische Verbreitung gewonnene Ansicht, daß diese beiden Arten arktischen Ursprungs sind.

Die Erforscher der mittel-europäischen Hochgebirge haben sich viele Mühe gegeben, um die jetzige Verbreitung der limnetischen Organismen zu erklären. Pavesi glaubte alle Seen mit einer limnetischen Tierwelt als marine Relictenseen deuten zu müssen, und Imhof nahm an, die jetzigen limnetischen Arten seien die Nachkommen einer die ganze Eiszeit überdauernden subglacialen Bergseefauna. Insbesondere scheinen die Centropagiden, wohl wegen des vermuteten Mangels an Dauerstadien, Schwierigkeiten dargeboten zu haben. So kam Zschokke [120, p. 368] zu der Hypothese, *Diaptomus denticornis* und *D. bacillifer* seien nebst *Cyclops strenuus* aktiv ins Hochgebirge hinaufgewandert, und Burckhardt mußte [5, p. 685] betreffs *D. laciniatus* seine Zuflucht zu der Hypothese eines großen Glacialsees oder wenigstens temporärer Verbindungen der einzelnen Becken nehmen. Nachdem wir nun gesehen haben, daß die betreffenden Arten ursprünglich Dauereier besessen haben, ergibt sich die Erklärung in ganz einfacher Weise. Auch in der Schweiz müssen sie zuvor solche gehabt haben,[1]) als ihnen die klimatischen Verhältnisse am Ende der Eiszeit eine ursprünglichere Lebensweise gestatteten, und für eine passive Verschleppung war damit die Möglichkeit gegeben.

3. Das Auftreten der eulimnetischen Arten.

Die zuerst von Lilljeborg und Sars bemerkte pelagische, planktonische, oder wie der Ausdruck betreffs der Süßwasserorganismen gewöhnlich lautet, limnetische Gesellschaft von Entomostraken ist während der letzten Jahrzehnte Gegenstand sehr lebhafter Untersuchungen gewesen, und wir sind im allgemeinen über ihre Lebensgewohnheiten sehr gut unterrichtet. Es ist im Laufe der Zeit eine ziemlich große Zahl von limnetischen Arten aufgestellt worden, und in den europäischen Ebenen, wo sie besonders genau auf den biologischen Süßwasserstationen studiert worden, kennt man für sie keine oder doch nur vereinzelte Ausnahmen von der limnetischen Lebensweise.

In den Alpen gestalten sich aber die Verhältnisse nach Zschokke [120, p. 294 ff.] etwas abweichend. Hier werden die Unterschiede zwischen der limnetischen und der litoralen Region der Seen dadurch

1) Für *D. bacillifer* sind Dauereier freilich nicht tatsächlich nachgewiesen, aber auf Grund der arktischen Verbreitung, u. a. auf den Neusibirischen Inseln, möchte ich ohne weiteres den Schluß wagen, daß auch diese Art Dauereier besitzt oder ursprünglich besessen hat.

verwischt, daß die limnetischen Arten auch die Litoralzone bevölkern und daß litorale Arten öfter als gewöhnlich auch in der limnetischen Region umhertreiben und ein sog. Tychoplankton (d. h. ein durch eigentlich litorale Formen zusammengesetztes Plankton) bilden. Endlich bewohnen mehrere limnetische Formen unter Umständen auch kleine und seichte Gewässer, was in der Ebene wenigstens selten der Fall ist.

Die Schwierigkeit, in den meistens unbevölkerten schwedischen Hochgebirgen Boote zu erhalten, hat mich verhindert, über das Auftreten des Tychoplanktons systematische Beobachtungen anzustellen, und ebenso konnte ich natürlich eventuell stattfindenden vertikalen täglichen Wanderungen der limnetischen Arten nur in vereinzelten Fällen nachforschen. Dabei ergaben sich aber nur negative Resultate, und nach dem Wenigen, was ich darüber ermitteln konnte, bin ich geneigt anzunehmen, daß in unsern Hochgebirgsseen die Oberfläche des Tages ebenso reich belebt ist wie des Nachts.

Bei meinen Untersuchungen über die limnetische Fauna mußte ich mich daher meistens begnügen, ihr Verhalten an den Ufern der Seen und ihr Vorkommen in kleinen Gewässern zu beobachten. Ich fand dabei, daß auch in den skandinavischen Hochgebirgen zum Verbreitungsbezirk dieser Fauna stets auch die Uferregion gehört, und es gab sogar keine Art, die nicht ebenso zahlreich an diesen auftrat, wie sie es vermutlich im freien Wasser tat, was wohl in erster Linie dem Fehlen von litoralem Pflanzenwuchs zuzuschreiben ist. Auch in solchen Gewässern, die wegen ihrer geringen Tiefe als Teiche bezeichnet werden müssen und deren limnetische Lebewelt Teichplankton oder Heleoplankton genannt worden ist, habe ich alle limnetischen Formen angetroffen, und zwar viel häufiger, als es in den Alpen der Fall zu sein scheint, und fast alle kamen auch in den kleinsten und seichtesten Tümpeln vor.

Unten werde ich die erwähnten Eigenheiten bei jeder Art für sich besprechen. Ich führe dabei nur eulimnetische Arten auf und lasse die tycholimnetisch auftretenden ganz beiseite.[1])

1) Zschokke bespricht unter den eulimnetischen Arten auch *Cyclops serrulatus*, der aber eine echte Litoral-Form ist. Von *Daphnia longispina*, die sowohl eulimnetische als litorale Formen besitzt, gibt er leider die Varietät oder die Form nicht an.

1. *Holopedium gibberum* Zaddach.

Diese Art ist in der Ebene fast ausschließlich in der limnetischen Region größerer Gewässer gefunden worden, sie wird von allen Forschern als eine typische limnetische Form bezeichnet, und Sars [73 p. 33] sagt, sie sei mehr als irgend eine andere Cladocere eine echt limnetische Art. Allerdings sind auch einige wenige Ausnahmen von dieser Regel erwähnt worden. Zacharias [115, 116] fand das Tier in einigen weniger als 1 m tiefen sächsischen Fischteichen, an einem andern Orte aber [114], wo er über das Plankton vieler Teiche („mehrere hundert Gläschen") berichtet, erwähnt er das Vorkommen von *Holopedium* nicht, die Art scheint somit nur ausnahmsweise dem Heleoplankton anzugehören. In Finnland fand sie Stenroos [90] „einmal in einem kleinen Graben mit schmutzigem Wasser", und Cajander [7] in Teichen. Fritsch u. Vavra [20] fanden sie in dem großen, bis zu 6,20 m tiefen Gatterschlager Teiche in Böhmen und Zaddach [115] in einem andern böhmischen Teiche. Endlich haben auch de Guerne u. Richard [29] das Tier in einem Tümpel erbeutet „profonde de quelques centimètres", der aber, was zu bemerken ist, auf einem Hochplateau auf Island gelegen war, somit dieselben äußern Bedingungen wie die skandinavischen Hochgebirgstümpel darbot.

In unsern Hochgebirgen fand ich das Tier in jedem See der Birkenregion (wie auch der obern Nadelwaldregion) und der untern Grauweidenregion, es ist somit für das Plankton dieser Gegenden äußerst charakteristisch. Immer tummelten sich die Tiere in großer Zahl auch unmittelbar am Ufer. Sehr oft fand ich die Art aber auch in wahren Teichen, so oft, daß sie auch für diese als charakteristische Planktonform angesehen werden muß. Auch in kleinen Teichen, deren Wasser von Humusstoffen sehr stark braungefärbt war, wurde sie mehrmals angetroffen, und in jenen kleinen Wasseransammlungen, die in der obern Nadelwaldregion sehr oft die Mitte der Torfmoore einnehmen und ringsum von Bebeland umgeben sind und deren Ufer 2—4 m bis zum Grunde steil abfallen, traf ich sie regelmäßig. Ja, sie wurde auch, obgleich selten, in den kleinsten und seichtesten Tümpeln von nur 7—20 m Oberflächendurchmesser und 3—8 dm Tiefe erbeutet. Einmal fand ich sie zahlreich in einem kleinen Tümpel von nur ein paar dm Tiefe, der offenbar einem schmelzenden Schneefelde sein Dasein verdankte und dessen Tier-

welt noch am 14. August in der ersten Entwicklung begriffen war: manche Cladoceren-Embryonen waren noch in den schützenden abgeworfenen Schalen der Muttertiere eingeschlossen, und alle *Holopedium*-Individuen waren noch lange nicht ausgewachsen. Funde von dieser Art in so kleinen Gewässern sind jedoch auch in den Hochgebirgen eine Ausnahme.

2. ***Daphnia longispina*** Leydig ***var. frigidolimnetica*** Ekman.

Wie oben erwähnt (S. 18), fand ich diese Form im großen See Torne-Träsk limnetisch und auch in einigen kleinern Seen der Flechtenregion, wo ich sie mit dem Handnetz am Ufer fischte. Sie ist für sehr kalte Seen charakteristisch. In den kleinsten Gewässern wird sie durch die sehr nahestehende *var. abbreviata* vertreten.

3. ***Daphnia longispina*** Leydig, Reihe ***microcephala*** Sars-***galeata*** Sars.

Betreffs eines nicht eulimnetischen Vorkommens der Tiere dieser Formenserie habe ich in der Literatur nur ermitteln können, daß „*D. galeata*“ von Zacharias [116] in sächsischen Fischteichen gefunden worden ist.

In den nord-schwedischen Hochalpen fand ich die betreffenden Formen sehr oft in großen und kleinen Seen und zwar in großer Zahl auch an den Ufern. Jedoch nehmen sie nicht so regelmäßigen Anteil an der Zusammensetzung des Planktons wie *Holopedium*. In Teichen waren sie auch ziemlich oft zu treffen, jedoch nie in sehr kleinen Gewässern. Mit Ausnahme von *Diaptomus laticeps* und möglicherweise auch der vorhergehenden *Daphnia*-Form gibt es keine Hochgebirgs-Entomostrake, die in höherm Grade als diese die kleinsten Gewässer meidet.

4. ***Daphnia longispina*** Leydig ***var. intermedia*** Ekman.

Diese Form ist, wie schon erwähnt wurde, zuvor nicht beobachtet worden. Ob die ihr nahestehenden Formen auch in Teichen gefunden worden sind, wissen wir nicht, denn die Angaben über Funde von *D. longispina* in Kleingewässern, die uns in der Literatur begegnen, sagen nichts davon, ob die Tiere der einen oder der andern Form der Art angehören, es gibt von ihr sowohl eulimnetische als litorale Formen.

In Frostviken, der einzigen Gegend, wo ich die Form gefunden, fand ich sie ungefähr ebenso oft in der limnetischen und der litoralen Region der Seen wie auch in den kleinen, aber ziemlich tiefen (2—4 m), von Bebeland umgebenen Weihern in den Torfmooren der obern Nadelwaldregion. In sehr seichten Gewässern war sie aber immer durch *f. rosea* vertreten.

5. *Bosmina obtusirostris* SARS.

Über das außer-arktische Vorkommen dieser Art geben vornehmlich die skandinavischen und finnischen Forscher Auskunft. LILLJEBORG [45] sagt von der Hauptart *obtusirostris* s. str., daß sie „überall in nicht allzu kleinen süßen Gewässern . . . jedoch nicht in kleinen Wasserpfützen" vorkommt. SARS [70] gibt an, sie lebe hauptsächlich in größern Gewässern, hier indes an den Ufern oft in ungeheurer Zahl. STENROOS [90, 91[1])] fand sie auch in kleinen Gewässern. *Var. lacustris* ist nur eulimnetisch gefunden worden und über *f. arctica* findet sich näheres nicht angegeben.

Var. lacustris (SARS), die ich nur in Frostviken in ihrer typischen Form fischte, lebte auch hier nur limnetisch in größern Seen und kam nicht einmal an den Ufern vor, sondern war hier durch die Hauptform oder *f. arctica* vertreten.

Die Hauptform, *obtusirostris* s. str., nimmt am Plankton jedes Sees der Birken- und Grauweidenregion mit Ausnahme derjenigen, die *var. lacustris* beherbergen, einen sehr wesentlichen Anteil und lebt ebenso regelmäßig auch an den Ufern in großen Scharen. In den Teichen verhält sich das Tierchen in derselben Weise. Es gibt keinen von Entomostraken belebten Tümpel, der ihm zu klein wäre; in den kleinsten und seichtesten, gegen Ende des Sommers austrocknenden Gewässern wie auch in den Sümpfen und im braunen Wasser der Torfmoore lebt diese Art fast häufiger und in größern Massen als irgend eine andere Entomostrake.

Var. arctica LILLJEBORG führt ein ähnliches Leben wie die Hauptform, obgleich sie nicht so häufig ist.

6. *Bythotrephes longimanus* LEYDIG.

Wie erwähnt, tritt diese Art in unsern Hochgebirgen unter zwei verschiedenen Formen auf, die jedoch durch Zwischenformen miteinander verbunden sind.

---

1) Hier *B. brevirostris* genannt. Siehe LILLJEBORG [45].

Die Hauptform, *longimanus* s. str., wird im übrigen Europa als eine exklusiv limnetische Form angesehen, die gewöhnlich nur in den tiefern Wasserschichten sich aufhält. Nach Burckhardt [5, p. 674 f.] fehlt sie im Schweizer Alpenvorland in allen Seen, die kleiner sind als etwa 20 qkm. Im österreichischen Alpenland und in Norddeutschland ist sie jedoch auch in kleinern Seen angetroffen worden, die beiden kleinsten haben eine Oberfläche von 0,5 qkm. Auch ist sie in der Schweiz nur in tiefen Seen vertreten. „Er kommt wohl in allen über 100 m tiefen Seen des Alpenlandes vor" (Burckhardt). In der Schweiz ist die Maximaltiefe des seichtesten Sees 37 m, im Jura 34 m und in Norddeutschland 17 m. In Übereinstimmung hiermit sagt Zacharias [114, p. 99]: „Schließlich wird dem Heleoplankton auch noch dadurch ein bestimmter Charakterzug verliehen, daß mehrere zur Schwebefauna der Seen gehörige Arten (wie z. B. — — *Bythotrephes longimanus* Leyd. — —) ihm gänzlich zu fehlen scheinen." In Norwegen ist dasselbe Verhältnis zu beobachten. Nach Sars [73, p. 35] sucht man am Ufer vergebens das Tierchen, das nur im freien Wasser und gewöhnlich in ziemlicher Tiefe lebt. In Schweden kennt es Lilljeborg [45, p. 616] „nur aus Seen und zwar solchen, die wenigstens hier und da eine beträchtliche Tiefe haben. — — In den Seen habe ich sie am oftesten weit von den Ufern in beträchtlichen Tiefen, jedoch bisweilen nahe an der Wasseroberfläche bekommen."

In den Hochgebirgen habe ich die Hauptform oder eine ihr sehr nahe stehende Form in fast allen untersuchten Seen in Frostviken erbeutet. Hier lebte sie sowohl in der Tiefe und während des Tages an der Oberfläche der limnetischen Region als auch unmittelbar an den Ufern. Auch fischte ich sie mehrmals mit dem Handnetz vom Ufer aus in Teichen, die eine Maximaltiefe von nur 4 m und eine Ausdehnung von nur etwa 0,1—0,2 qkm besaßen.

Über die Lebensweise der *var. arctica* Lilljeborg hat zuvor nur Lilljeborg berichtet. Er sagt, daß sie in den Gegenden, wo sie typisch ausgebildet ist, die limnetische Lebensweise der Hauptart nicht teilt, „indem sie sowohl bei Karesuando [1]) als bei Porsanger und in der Kola-Halbinsel in kleinen Tümpeln mit Handnetz eingefangen wurde."

In den Sarekgebirgen, wo ich die reichste Gelegenheit hatte, diese Varietät zu beobachten, fand ich sie nie limnetisch, jedoch war ich, wie erwähnt, nicht oft in der Lage die pelagische Region der Seen

1) Im nördlichsten Schwedisch-Lappland.

untersuchen zu können. Nur einmal fand ich einen *Bythotrephes* limnetisch, und dieser gehörte nicht der fraglichen Varietät, sondern der Hauptart an. Ich möchte daher vermuten, daß erstere immer eine Litoralform ist. Auch fand ich sie stets, wo sie in Seen und größern Teichen angetroffen wurde, im seichten Uferwasser, wo der Boden von Schlamm bedeckt war und nicht wie gewöhnlich vorwiegend aus Steingeröll bestand. An solchen Stellen sah ich oft die Tierchen massenhaft zusammenstehen. Von der bei der Hauptart in südlichern Gegenden oft beobachteten Lichtscheuheit war also nichts zu sehen, die Tiere zeigten sogar die entgegengesetzte Eigenschaft, denn als ich sie einmal in großer Zahl in einem halb beschatteten Behälter eingesammelt hatte, hatten sich bald fast alle in die beleuchtete Hälfte desselben gezogen. In kleinen Teichen und Tümpeln mit einer Oberfläche von 12—50 m Diameter und einer Maximaltiefe von 1—1,5 m habe ich sie oft angetroffen.

7. *Cyclops strenuus* FISCHER.

Wie erwähnt, ist mit dieser Art von den deutschen und schweizerischen Verfassern auch *C. scutifer* vereinigt worden, und ihre Angaben über das Vorkommen im Heleoplankton und in kleinen Gewässern können daher ebensowohl die eine wie die andere Art betreffen. Ein solches Vorkommen scheint die Art öfter als ein eulimnetisches zu zeigen, und im südlichen und mittlern Schweden ist die Art nach LILLJEBORG [47] in kleinen Gewässern gemein. SARS [73, p. 36] läßt sie die Mitte einnehmen zwischen den eulimnetischen und den litoralen Arten.

In unsern Hochgebirgen habe ich sie sowohl in der limnetischen Region und im Litoral der Seen wie auch, und zwar häufiger, in kleinern Weihern mit klarem, kaltem Wasser, die eine Tiefe von wenigstens 2 m besaßen, gefunden. In den seichtesten und wärmsten Tümpeln fand ich sie niemals.

8. *Cyclops scutifer* SARS.

Diesen stellt SARS [72, 73] zu den eulimnetischen Arten und erwähnt ausdrücklich, daß er ihn niemals in kleinen Gewässern gefunden hat. In derselben Weise spricht sich LILLJEBORG [47] über sein Auftreten in Schweden aus. Für die übrigen temperierten Gegenden habe ich in der Literatur keine sichere Ausnahme von dieser Regel erwähnt gefunden. In den Schweizer Alpen dagegen

fand Zschokke [120, p. 289] die pelagische Varietät von *C. strenuus*, worunter er wahrscheinlich unsere Art hier versteht, „in dem höchstens 20 m langen Geröllweiher vom Plan des Dames".

Für das Plankton der Seen der schwedischen Hochgebirge ist die Art äußerst kennzeichnend, sie lebt fast in jedem See und ist in den allerhöchst gelegenen und kältesten sogar die einzig vorhandene limnetische Krusterart. Natürlich kommt sie auch zahlreich an den Ufern vor. Außerdem erhielt ich sie in vielen Teichen, deren (größter) Oberflächendurchmesser zwischen 50 und 100 m schwankte und deren Tiefe nur ein paar Meter betrug. Auch in den kleinsten und seichtesten Tümpeln, sogar Sümpfen, war sie nicht selten zu finden, jedoch nicht in so großer Individuenzahl wie in den kältern Gewässern.

9. *Diaptomus graciloides* Lilljeborg.

Von nicht eulimnetischen Funden dieser Art ist zu erwähnen, daß Zacharias [114] sie als Mitglied des Heleoplanktons gefunden hat und daß sie von Hartwig [124, p. 62] und Wesenberg-Lund [109] bisweilen in kleinen Gewässern gefunden worden ist. Schmeil [85] aber, der ausdrücklich betont, daß er die meisten limnetischen Copepoden auch in kleinen Wasserbecken angetroffen hat, sagt ohne weiteres: „Diese Art ist eine vollkommen pelagische."

In der Torne-Lappmark, der einzigen Hochgebirgsgegend, wo ich sie gefunden, lebte sie limnetisch und an den Ufern in jedem untersuchten See der Birkenregion. Sie war hier die einzig gefundene Centropagide. In kleinen Teichen und Weihern fand ich sie oft und sogar in sehr seichten Tümpeln, deren Tiefe nur 2 bis 3 dm betrug. In kleinen Gewässern steigt sie höher ins Hochgebirge hinauf als in großen.

10. *Diaptomus laticeps* Sars.

Er ist von frühern Forschern nur limnetisch gefunden, und als Ausnahme von dieser Regel habe ich nur zu erwähnen, daß er auch an den Ufern der Seen in Frostviken auftrat. In Teichen oder noch kleinern Gewässern fand ich ihn dagegen nicht. Ich habe ihn indes nur in wenigen Gewässern angetroffen.

11. *Diaptomus laciniatus* Lilljeborg.

Südlich von den skandinavischen Hochgebirgen ist diese Art nur selten angetroffen worden und immer limnetisch in großen und

tiefen Seen, nur in Schottland fischte sie SCOTT [89] in einem kleinen See.

In unsern Hochgebirgen ist sie häufig und lebt limnetisch in vielen Seen der Birken- und Grauweidenregion bis in den untern Teil der Flechtenregion ebenso wie an den Ufern. Häufiger aber noch tritt sie in Teichen und Kleingewässern auf, und die halbe Anzahl der von mir getroffenen Fundorte waren sehr kleine Weiher und Tümpel von nur 10—30 m Oberflächendurchmesser und 0,5 bis 1,5 m Tiefe.

12. *Diaptomus denticornis* WIERZEJSKI.

In den europäischen Ebenen wurde er nur selten beobachtet, jedoch auch in einem kleinen Gewässer wie dem periodisch austrocknenden Blatasee in Kroatien [93]. In den Alpen fand ihn FUHRMANN [21] in einem Sumpfe und ZSCHOKKE [120, p. 137] bisweilen in ähnlichen Gewässern, sonst lebt er hier limnetisch, und ZSCHOKKE bezeichnet ihn als für das Alpenplankton „ungemein typisch".

Selbst habe ich ihn in den Sarekgebirgen und Frostviken beobachtet. In den erstgenannten fand ich ihn nur in 2 Seen, die indes sehr seicht und eher als Teiche zu bezeichnen waren, ziemlich häufig dagegen in kleinen Weihern und Tümpeln von sehr bescheidenem Umfang und geringer Tiefe (etwa 1—2 m). In Frostviken (in der obern Nadelwaldregion) war er nur in solchen zu sehen und fehlte in den benachbarten Seen.

13. *Heterocope saliens* (LILLJEBORG).

Diese in südlichen Gegenden, wo sie vorkommt, im allgemeinen limnetische Art wurde von ZACHARIAS in deutschen Fischteichen, von FRITSCH u. VAVRA [20] sporadisch im bis zu 6,20 m tiefen Gatterschlager Teiche in Böhmen, von POGGENPOL [siehe 24] in einem Teiche bei Moskau und von IMHOF [120, p. 298] in kleinen Tümpeln in den Alpen gefunden.

In den nord-schwedischen Hochgebirgen war sie ziemlich oft im Plankton und an den Ufern der Seen vertreten, noch öfter jedoch in kleinen Teichen und Tümpeln; sie erinnerte in ihrem Auftreten sehr an *Diaptomus laciniatus*. Ich fand sie mehrmals in ebenso kleinen und seichten Tümpeln wie diesen letztern, ja einmal sogar in einem kleinen mit Wasserpflanzen reich bewachsenen Sumpfe von nur

20 × 10 m Oberfläche und einer Tiefe, die nur in einer kleinen Grube 3 dm, sonst nur 1 dm betrug.

* * *

Es wurde schon oben hervorgehoben, daß die eulimnetischen Arten an den Ufern der Seen oder Teiche gar nicht spärlich vorkommen, allem Anscheine nach nicht spärlicher als in der pelagischen Region, geschweige denn ganz fehlen. Es ist auch für die Seen der mittel-europäischen Ebene von einigen Forschern, namentlich Zacharias [u. a. 114, p. 98], in der letzten Zeit vielfach hervorgehoben worden, „daß das Plankton der Seen sich durch die ganze Wassermasse derselben verbreitet und nicht etwa auf eine besondere ‚pelagische Region' (Forel) beschränkt ist." Immerhin dürfte dies für die arktischen Hochgebirgsseen in noch ausgiebigerm Maße gültig sein, denn wäre dasselbe Verhältnis im Süden zu beobachten, so hätte die alte Ansicht von der Beschränkung der eulimnetischen Organismen auf die pelagische Region sicher nie entstehen können. Eine pelagische Region läßt sich natürlich dem ungeachtet sehr wohl auch in unsern Hochgebirgsseen unterscheiden; sie wird aber nur durch das Fehlen oder nur spärliche Vorkommen der litoralen Organismen der litoralen Region gegenüber charakterisiert, nicht durch das häufigere oder gar ausschließliche Vorkommen der eulimnetischen Organismen. Dies beruht wohl in erster Linie auf der in den betreffenden Seen schwächern Erwärmung des Uferwassers und wohl auch auf dem Fehlen einer üppigern Ufervegetation.

Zacharias [114] kam durch seine Untersuchungen über die Teichgewässer zu dem Schlusse, daß sie eine besondere limnetische Lebewelt beherbergen, welche sich von derjenigen der Seen betreffs der Crustaceen einerseits durch das Hinzutreten einiger eigentlich nicht eulimnetischen Arten, andrerseits durch das Fehlen einiger die größern Seen besonders kennzeichnenden Arten unterscheidet. Das erstere Merkmal konnte ich in den Hochgebirgsteichen nicht genauer untersuchen, möchte jedoch vermuten, daß einige in den deutschen Fischteichen gefundene, hierher gehörige Arten eigentlich Grundbewohner sind, obgleich sie in der limnetischen Region gefunden wurden, und zwar wegen der Leichtigkeit, womit sie in solchen seichten Gewässern an die Oberfläche heraufsteigen können.

Betreffs des Vorkommens der für die pelagische Region der

größern Seen charakteristischen Arten aber habe ich soeben gezeigt, daß sie fast alle auch in den Teichen leben. Eine Ausnahme bildet erstens *Diaptomus laticeps;* dieser ist jedoch nur in wenigen Seen gefunden worden und nur in beschränkten Hochgebirgsgebieten, weshalb aus seinem Vorkommen oder Fehlen keine allgemeinere Schlüsse gezogen werden dürfen. Dasselbe gilt auch, obgleich nicht in so hohem Grade, von *Daphnia longispina f. frigidolimnetica.* Alle übrigen eulimnetischen Arten kommen auch ebenso zahlreich in Teichen vor, auch in solchen, welche der Größe nach eher als Weiher zu bezeichnen wären. In den schwedischen Hochgebirgen gibt es somit keinen Unterschied zwischen der limnetischen Entomostrakenfauna der Seen und derjenigen der Teiche oder der größern Weiher. Einige im Süden typisch eulimnetische Arten, wie *Diaptomus laciniatus* und *Heterocope saliens*, kommen ja sogar in den kleinsten Weihern und Tümpeln ebenso häufig vor.

Als die Ursachen dieser auffallenden Erscheinung haben wohl in erster Linie die Temperaturverhältnisse zu gelten. Denn die kleinen Gewässer der mittel-europäischen Ebene werden viel zu hoch erwärmt, als daß die betreffenden Tiere darin gedeihen könnten, obgleich einige von ihnen nicht im strengsten Sinne Kaltwasserbewohner sind. Für diese Annahme spricht auch der Umstand, daß *Bythotrephes longimanus* s. str., *Cyclops scutifer*, *C. strenuus* und *Diaptomus graciloides* nur in der Flechten- und Grauweidenregion ein häufigeres Vorkommen in den kleinsten Gewässern zeigen, in der Birkenregion aber, wo letztere natürlich stärker erwärmt werden, meistens nur in den größern Wasserbecken leben. Die Hypothese steht übrigens auch in gutem Einklang mit der andrerorts geäußerten Ansicht von der nordischen Herkunft der meisten dieser Arten.

4. Die Lebensweise der Phyllopoden.

Die biologischen Verhältnisse dieser Tiergruppe lassen sich meistens nicht unter dieselben Gesichtspunkte wie diejenigen der Cladoceren und der Copepoden einordnen, weshalb ich sie hier besonders bespreche.

1. *Polyartemia forcipata* FISCHER.

Sie lebt bisweilen in kleinen Seen, am häufigsten jedoch in kleinern Tümpeln und Weihern, oft auch in den kleinsten, schnell austrocknenden Pfützen. Ein Austrocknen der Wohnplätze ist für

sie somit, in Gegensatz zu einigen südlichen Phyllopoden, nicht notwendig. Für ihr Gedeihen scheint sie, obgleich sie eine arktische Art ist, eine ziemlich hohe Temperatur zu beanspruchen: Zwar habe ich sie einmal in einem kalten See in der Grauweidenregion (Guoletesjaure in Frostviken) gefunden, am zahlreichsten kam sie aber in kleinen und seichten Gewässern vor, deren Wasser im Hochsommer auf 15—20 ° C erwärmt werden kann. Auch lebt sie in der Flechtenregion nur in den allerseichtesten und wärmsten Pfützen.

Das Ausschlüpfen der überwinterten Eier erfolgt sogleich nach dem Auftauen des betreffenden Gewässers, und nach etwa 1 Monat sind die Tiere fortpflanzungsfähig. Beide Geschlechter treten in gleicher Zahl auf. Sehr oft sieht man das Männchen den Hinterkörper eines Weibchens mit den Greifantennen fest umklammern, und die Tiere scheinen in dieser Lage sehr lange zu schwimmen, den Rücken wie gewöhnlich nach unten gewandt, ehe die Begattung ausgeführt wird. Alle Eier sind Dauereier, Junge entwickeln sich aus ihnen niemals vor dem nächsten Frühling, und es tritt somit jedes Jahr nur eine einzige Generation auf. Nach dem Eintreten der Geschlechtsreife betreiben die Tiere das Fortpflanzungsgeschäft lebhaft das ganze Leben hindurch, und zwar in den höhern Gegenden bis zur Eisbelegung der Gewässer. In der Birkenregion aber tritt der natürliche Tod etwa $2^1/_2$—3 Monate nach dem Ausschlüpfen der Jungen ein, auch wenn die äußern Verhältnisse dem Weiterleben keine Schranken setzen.

2. ***Branchinecta paludosa*** (O. F. Müller).

Gewöhnlich trifft man diese Art in kleinern Weihern der obern Grauweiden- und der Flechtenregion, bisweilen in schnell austrocknenden Pfützen, selten in kleinen Seen. Sie bevorzugt kälteres Wasser als die vorhergehende Art, dessen Temperatur selten 14 ° C überschreitet, jedoch habe ich bisweilen beide in derselben Wasseransammlung gefunden. Männchen und Weibchen sind gleich zahlreich und schwimmen oft in der für *Polyartemia* geschilderten Weise zusammen. Alle Eier sind Dauereier, es kommt jedes Jahr also nur eine Generation zur Entwicklung.

3. ***Lepidurus arcticus*** (Pallas).

Keine andere Süßwasser-Entomostrake ist in ausgeprägterm Grade als diese ein echter Kaltwasserbewohner. Zwar kommt sie bis in die Birkenregion herunter vor, aber nur am Grunde der Seen:

ihre eigentliche Heimat ist die Grauweiden- und Flechtenregion. Auch hier meidet sie die kleinern und wärmern Gewässer, und die alten Tiere scheinen nur an den tiefern Stellen des Grundes zu leben. Dies ist, wie schon SARS [78] bemerkt hat, eine bemerkenswerte Verschiedenheit gegenüber den südlichen Phyllopoden, welche allgemein als typische Bewohner kleiner und bald austrocknender Wasserpfützen angesehen werden.

In noch höherm Grade für eine Phyllopode eigentümlich ist die Lebensweise, die die jüngern Larvenstadien führen, indem sie limnetisch an der Oberfläche der Seen (z. B. des Sees Abiskjaure in der Torne-Lappmark) umhertreiben. Die Art gehört demnach zu den sog. meroplanktonischen Arten. Die limnetische Lebensweise wird dadurch ermöglicht, daß die Antennen des 2. Paares bei den jungen Tieren wie bei allen Phyllopodenlarven verhältnismäßig sehr groß sind und kräftige Schwimmorgane darstellen.

5. Die Variation.

A. Die Temporalvariation.

In den Hochgebirgsgewässern sind nicht viele Arten durch jahreszeitliche Variation ausgezeichnet, und wo letztere vorkommt, ist sie wenig umfangreich.

Bei *Bosmina obtusirostris* kommt in einigen Kolonien ein Saison-Dimorphismus vor, indem *obtusirostris* s. str. gegen Ende des Sommers in *f. arctica* übergeht. In andern Kolonien dagegen kann letztere schon im Frühling auftreten, oder erstere bleibt unverändert den ganzen Sommer hindurch.

Daphina longispina Reihe *microcephala-galeata* zeigt einen stärker ausgeprägten Saison-Polymorphismus. Da ich indes diese Verhältnisse im folgenden (S. 123 ff.) näher besprechen werde, kann ich sie hier beiseite lassen. Es mag nur erwähnt werden, daß die Variation in den Hochgebirgen weniger stark als in der mittel-europäischen Ebene hervortritt, und zwar sind es nur die Winter- und Frühlingsformen der Ebene, welche in den Hochgebirgen vertreten sind. Dies bekundet meiner Meinung nach einen ursprünglichen Zustand, aus dem die stärkere Variation der südlichen Kolonien unter Anpassung an das Leben in wärmerm Wasser entstanden ist.

Bei andern Arten habe ich keine jahreszeitliche Variation beobachtet. Ich sehe dabei davon ab, daß die erste Frühlingsgeneration

bei den Cladoceren gewöhnlich durch eine größere Fruchtbarkeit als die später auftretenden ausgezeichnet ist.

B. Die lokale Variation.

Die meisten Cladocerenforscher haben die Beobachtung gemacht, daß die limnetischen Arten der Gattungen *Daphnia* und *Bosmina* bedeutenden lokalen Variationen unterworfen sind. Wesenberg-Lund [109, p. 165—166] fand in jedem dänischen See eine besondere Rasse von *Daphnia hyalina* (im Sinne Lilljeborg's). Burckhardt, der die Sache am genauesten studiert hat, konnte für seine *Daphnia hyalina*, auch innerhalb eines so kleinen Gebietes wie der Schweiz, eine ausgiebige lokale Variation konstatieren. Noch schärfer zeigte sich eine solche bei der Gattung *Bosmina*, von welcher der genannte Verfasser sagt [5, p. 637]: „Jeder geographisch individualisierte See hat bei uns auch seine eigne systematisch individualisierte Lokalvarietät."

In den nord-schwedischen Hochgebirgen ist dagegen die Lokalvariation nur wenig merkbar. Die Variationen bei den limnetischen Daphnien der Reihe *microcephala-galeata*, welche zu Burckhardt's *D. hyalina* zu stellen wären, sind temporal und nicht lokal, auch *Bosmina obtusirostris* zeigt keine Lokalvariation in dem Sinne, wie sie oben gefaßt wurde. Zwar kommen von dieser Art verschiedene Formen oder Varietäten vor (*obtusirostris* s. str., *arctica*, *lacustris*, *nitida*), die gewissermaßen lokal sein dürften. Aber jede dieser Formen mit Ausnahme der letztgenannten bewohnt ausgedehnte Gebiete, und die Form *obtusirostris* s. str. der Gewässer in Frostviken kann z. B. nicht von ihren Stammverwandten in der Torne-Lappmark abgetrennt werden, obgleich die beiden Gebiete etwa 450 km (mehr als der längste Durchmesser der Schweiz) voneinander entfernt liegen. Rein individuell sowie nach verschiedenem Alter können die Tiere indes in ziemlich hohem Grade voneinander abweichen.

Die Erklärung dieser geringen oder gar fehlenden Lokalvariation muß in der Fortpflanzungsweise gesucht werden. In den südlichen Seen sind, wie bereits erörtert wurde, die Kolonien meistens acyclisch, und es kommen bei ihnen keine Dauereier zur Ausbildung. Damit wird auch jede Kolonie eines isolierten Seebeckens von andern Kolonien isoliert, eine Mischung der Eigenschaften der verschiedenen Kolonien wird nicht mehr möglich, sondern jede kann sich unbehindert in ihrer eignen Richtung entwickeln. In unsern Hochgebirgen dagegen, wo gegen Ende des Sommers jedes Weibchen

Dauereier ablegt, welche durch passive Übertragung den Kontakt zwischen den verschiedenen Kolonien vermitteln können, werden möglicherweise entstandene Tendenzen zu Lokalvariationen leicht wieder ausgeglichen.

Kapitel 5.

Biologische oder systematische Untersuchungen über einzelne Arten.

1. Die Daphnien mit Pigmentfleck und ohne Nebenkamm.

Die phylogenetische Verwandtschaft, die Systematik und der lokale Ursprung der europäischen Formen.

Es ist eine den Cladocerenforschern längst bekannte Erfahrung, daß die Systematik der Gattung *Daphnia* betreffs vieler Formen eines der allerschwierigsten Kapitel in der ganzen Entomostrakensystematik ist. Es gilt dies besonders von denjenigen Formen, die mit einem schwarzen Pigmentfleck hinter dem Auge, einem sog. Nebenauge, versehen sind und die an der Basis der Endkrallen des Postabdomens keinen von besonders großen Zähnchen gebildeten Kamm besitzen. Einige Forscher führen mehrere dieser Formen als besondere Arten auf. So bezeichnet Sars [77] von den norwegischen folgende als besondere Arten: *longispina* (mit 11 Varietäten), *lacustris* (mit 3 Var.), *galeata* (mit 5 Var.) und *hyalina* (mit 4 Var.), und Richard [66] gruppiert alle europäischen hierher gehörigen Formen um diese Arten herum mit Ausnahme von nur einer Art, *D. dentata*, die er übrigens als zweifelhaft betrachtet. Als die repräsentativsten Vertreter einer andern Auffassung nenne ich Lilljeborg und Burckhardt, von denen ersterer die schwedischen [45], letzterer die schweizerischen [5] Formen systematisch zusammenstellte. Beide hatten so zahlreiche Zwischenformen zwischen den meisten der genannten Formen gefunden, daß sie nur zwei Arten aufrecht erhalten konnten, jedoch glaubten beide, konstante Unterschiede zwischen ihnen gefunden zu haben. Die eine dieser beiden Arten ist *D. longispina*, die bei Lilljeborg mit der ebenso genannten Art von

Sars und Richard zusammenfällt, bei Burckhardt dagegen auch ihre *D. lacustris* einschließt, die andere ist *D. hyalina*, zu welcher die drei (resp. zwei) übrigen von Sars aufgeführten Arten vereinigt werden. Dazu stellt Burckhardt noch zwei Arten auf: *D. crassiseta* und *D. rectifrons*. Erstere ist, wie ich S. 20 gezeigt habe, mit *D. lacustris* Sars identisch und sollte in dem Burckhardt'schen System also zu *D. longispina* gezählt werden. Letztere ist eine ziemlich gut charakterisierte, obgleich mit derselben Art sehr nahe verwandte Art; da sie aber sehr selten ist, kann sie im folgenden unberücksichtigt bleiben.

Keines dieser beiden Systeme gibt meiner Meinung nach einen wahren Ausdruck für die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Formen, und ich möchte daher im folgenden eine andere Ansicht begründen. Schon hier will ich jedoch nicht unerwähnt lassen, daß auch frühere Forscher wegen Schwierigkeiten bei der Bestimmung die Vereinigung von *D. hyalina* und *longispina* diskutiert haben, so Burckhardt [5, p. 457], Brehm [3, p. 58] und Lilljeborg [45, p. 68]. Da ich zu meiner Auffassung durch Untersuchungen der nord-schwedischen Hochgebirgsformen gekommen bin, will ich mit einer eingehendern Darstellung derselben beginnen und erst dann mich auch den übrigen europäischen Formen zuwenden. Um dem Gang der Betrachtung nicht vorzugreifen, bezeichne ich einstweilen alle Formen schlechthin als solche ohne Angabe der Art, zu welcher sie gestellt werden sollen. Bei den Beschreibungen werden unten nur solche Merkmale berücksichtigt, die für die theoretischen Erwägungen nötig sind. Für die andern verweise ich auf S. 17 ff.

Betrachten wir zunächst einige Formen, die Sars zu seiner Art *D. galeata* zusammengestellt hat. Sie bilden eine Gruppe von eng zusammengehörigen Formen, und um ihre phylogenetische und jahreszeitliche Verwandtschaft zu betonen, fasse ich sie zu einer Serie zusammen, die ich nach ihrer Ausgangs- und Endform die *microcephala-galeata*-Reihe nenne.

Forma microcephala Sars [73, 77] (Textfig. E, S. 124). Sie zeichnet sich vor allem durch den im Verhältnis zum übrigen Körper sehr kleinen Kopf aus. Die Länge desselben beträgt nur $^1/_5$ der ganzen Körperlänge (ohne den Schalenstachel), und auch seine Höhe [1]) (in

1) Die Daphnien werden aus unbekannten Gründen meist aufrecht abgebildet mit dem Hinterleibe nach unten gerichtet, im Gegensatz zu allen übrigen Cladoceren, die liegend abgebildet werden. Ich bin wegen

sagittaler Richtung) ist sehr unbedeutend, was am besten aus der Figur hervorgeht. Die untere Kopfkontur ist deutlich, wenngleich

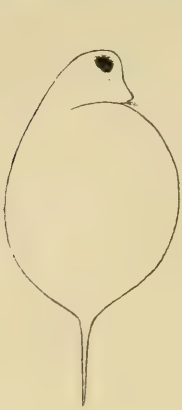

Fig. E.

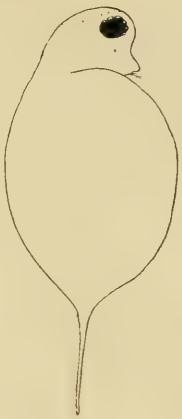

Fig. F.

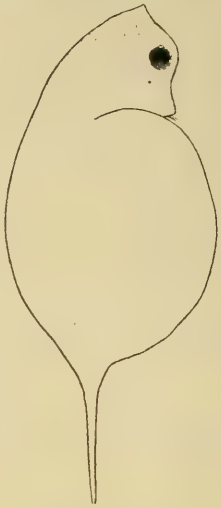

Fig. G.

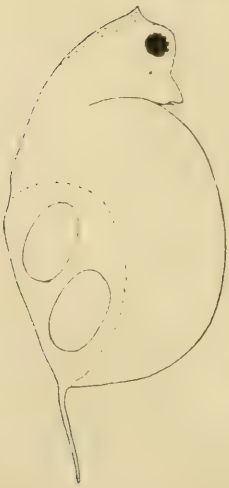

Fig. H.

Daphnia longispina Reihe *microcephala-galeata.* 25 : 1.

Fig. E. *f. microcephala* aus dem See Nakerjaure in der Torne-Lappmark.

Fig. F. *f. obtusifrons* aus einem See der Puorek-Ebene.

Fig. G. *f. galeata* aus einem See der Puorek-Ebene.

Fig. H. *f. galeata*, Ephippialweibchen, aus dem See Nakerjaure.

ziemlich schwach, konkav. Das Rostrum ist kurz und stumpf und wird von den Borsten der Antennen des 1. Paares überragt. An

des Vergleichs mit andern Figuren dieser Gewohnheit gefolgt, die hintern Teile der Tiere liegen daher auf den Abbildungen nach unten, die obern links oder rechts, die vordern nach oben und die untern rechts oder links.

der vordern und obern Kopfkontur findet sich keine Spur einer Crista. Das Auge ist groß, und die Krystallkegel treten kaum oder nur wenig aus der Pigmentmasse hervor. Der schwarze Pigmentfleck (das sog. Nebenauge) ist deutlich und liegt dem Auge näher als dem Hinterrande des Kopfes. Der übrige Körper zeichnet sich durch seine kuglige Gestalt aus. Die Schalenklappen sind sehr hoch, ihre Höhe beträgt etwa $^5/_6$ der Länge, und sie sind am dorsalen und ventralen Rande ungefähr gleich stark gekrümmt, wodurch der Schalenstachel in die Medianlinie des Körpers zu liegen kommt. Er verläuft auch parallel zu derselben, und seine Länge beträgt etwa $^1/_3$ der Schalenklappenlänge. Die Endkrallen des Abdomens sind nicht farblos, wie bei nahestehenden südlichern Formen, sondern tiefbraun, und auch die innerhalb der Schalenklappen liegenden Körperteile sind nicht ganz hyalin, sondern sehr schwach rötlich gefärbt. Die Länge des ganzen Tieres, den Schalenstachel natürlich nicht mitgerechnet, ist ungewöhnlich gering, 1—1,5 mm. Die Zahl der Subitaneier beträgt gewöhnlich 10—14, was in Anbetracht der limnetischen Lebensweise eine ungewöhnlich hohe Zahl ist.

Diese Form trifft man nur während des Frühlings. Sie geht gegen den Sommer hin zunächst in die folgende über:

Forma obtusifrons Sars [77, 66, p. 324] (Textfig. F). Sie weicht von der vorhergehenden durch folgende Besonderheiten ab: Der Kopf ist größer. Dies beruht teils darauf, daß er am obern und vordern Rande einen Kiel (Crista) erhalten hat, teils darauf, daß der übrige Teil des Kopfes größer geworden ist. Das Auge ist ebenfalls etwas größer und mehr ventralwärts gelegen, wodurch eine starke Ausbuchtung im vordern und ventralen Teile des Kopfes zustande kommt. Infolgedessen ist der Ventralrand des Kopfes hinter dem Auge noch mehr eingebuchtet als bei *f. microcephala*. Das Rostrum ist bald stumpf wie bei der vorhergehenden Form, bald ziemlich spitz, und zwar gilt dies von vielen der größern Tiere, die den gleich zu erwähnenden stumpfen Winkel am Kopfkiele aufweisen. Der vordere und obere Teil ist, wie erwähnt, mit einem deutlichen, wenn auch nicht sehr großen Kiele (in der Fig. punktiert) versehen, der bisweilen nach vorn einen schwach angedeuteten Winkel bildet, wodurch diese Form in die folgende übergeht. Die Schalenklappen sind nicht von so kreisförmigem Umriß wie bei der vorhergehenden Form, ihre Höhe beträgt etwa $^5/_7$ der Länge. Die Länge der eiertragenden Weibchen variiert beträchtlich, und zwar sind die kleinsten Tiere, die nur 1,2 mm lang sind, auch im übrigen der vorhergehenden, die

größten, die etwa 1,8 mm lang sind, der folgenden Form ähnlicher. Ebenso variiert die Zahl der Subitaneier von 4 (im Hochsommer) bis zu 15 (im Frühling).

In den meisten Gewässern entwickelt sich aus dieser Form eine neue, *f. galeata* G. O. SARS [73] (Textfig. G u. H). Abgesehen von bedeutenderer Größe (die Länge beträgt 2 mm oder etwas darüber) weicht sie von der vorhergehenden nur durch die Gestalt des Kopfes ab. Die Verlagerung des Auges ventralwärts, die schon bei *f. obtusifrons* merkbar war, ist hier noch stärker ausgeprägt, und das Auge liegt gerade nach vorn, nicht etwas dorsal von den Antennen des 1. Paares, was ein sehr merkbarer Unterschied ist gegenüber der *f. microcephala*. Eine Folge davon ist, daß die Verlängerung des Schalenstachels nach vorn oft dorsal vom Auge verläuft, ein bei den Daphnien ungewöhnliches Verhältnis. Was aber am meisten diese Form auszeichnet, ist die Ausbildung des Kopfkieles. Er ist nach vorn in einer Spitze ausgezogen. Bei nahestehenden, südlichern Formen oft sehr lang, ist er bei unserer Hochgebirgsform nur kurz, kaum länger als in den Textfiguren G und H. Übrigens kann die Form des Kopfes variieren: bald ist die Kielspitze an den dorsalen und ventralen Seiten von je einer scharfen Konkavität begrenzt (Textfig. H), bald sind diese nur schwach ausgeprägt, oder es findet sich nur die ventrale (Textfig. G). Bald ist das Rostrum stumpf, bald ist es ziemlich spitz und nach hinten gekrümmt und wird von den Börstchen des ersten Antennenpaares nicht überragt (Textfig. H).

Männchen habe ich nur unter den beiden letztgenannten Formen gefunden, weil *f. microcephala* nur während des Frühlings auftritt, wo die geschlechtliche Fortpflanzung noch nicht eingetreten ist. Sie sind bald mit einer Spitze an der Stirn versehen, bald entbehren sie derselben; zuweilen habe ich eine solche bei den Männchen gefunden, während die Weibchen derselben Kolonie zur *f. obtusifrons* gehörten.

Diese Formenserie ist ganz limnetisch, freilich nicht im strengsten Sinne, denn sie kommt auch in ziemlich kleinen Gewässern vor, worüber Näheres im vorhergehenden gesagt worden ist (S. 111).

Wie erwähnt, entwickeln sich die drei Formen auseinander und kommen zu verschiedenen Zeiten vor. Bisweilen findet man die ganze Serie in demselben See. So habe ich z. B. im See Nakerjaure in der Torne-Lappmark im Frühling (Ende Juni bis Anfang Juli) *f. microcephala* gefunden, und im Herbste war sie in *f. galeata* über-

gegangen (die beiden Textfig. E und H sind nach Exemplaren aus diesem See entworfen). Möglicherweise gelangt in einigen Kolonien *f. galeata* nie zur Ausbildung, sondern die Serie setzt sich nur aus *f. microcephala* und *f. obtusifrons* zusammen, wenigstens habe ich noch Ende August im See Teusajaure im nördlichsten Teile der Lule-Lappmark nur die letztgenannte Form gefunden. Die Möglichkeit scheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß *f. galeata* sich später entwickeln könnte.

Gewöhnlich wird die Serie aber in anderer Weise verkürzt, indem *f. microcephala* ganz ausfällt. In diesem Falle schlüpft schon im Anfang des Frühlings *f. obtusifrons* aus den Wintereiern aus. Sie dürfte bisweilen in mehreren Generationen unverändert fortleben können, in den meisten Fällen aber ist schon die zweite Generation die typische *f. galeata*. Diese kann dann entweder bis zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung andauern, und die Jahreskolonie stirbt dann mit dieser Form ab, oder es kann aus ihr sich gegen Ende des Sommers wieder *f. obtusifrons* entwickeln. Dieser Rückschritt ist bisweilen sehr unvollständig, indem nur ein Teil der Kolonie aus der letztgenannten, ein anderer Teil dagegen aus *f. galeata* besteht, und in solchem Falle finden sich Ephippialweibchen von beiden Formen, wie das im kleinen See Pårajaure in den Sarekgebirgen der Fall war. Bisweilen gehen aber alle Tiere in die *f. obtusifrons* über, wie ich das in den kleinen Seen der Puorek-Ebene in derselben Gebirgsgegend fand. Hier fand ich aber, wie zuvor bemerkt, daß die Männchen oft als *f. galeata* ausgebildet waren. Es kann also auch in den Hochgebirgen eine ähnliche Saisonvariation herrschen, wie sie in südlichern Gegenden vorkommt, wo bei vielen limnetischen Organismen eine besondere Sommerform auftritt, welche den Frühlings- und Spätherbst- (und Winter-)Formen sehr unähnlich ist, während diese unter sich übereinstimmen.

Welche der drei Formen ist nun die phylogenetisch älteste, von der aus die übrigen sich entwickelt haben? Es liegt nahe anzunehmen, es sei dies *f. microcephala*, die in der jahreszeitlichen Entwicklungsreihe die älteste ist, und so hat auch Burckhardt [5, p. 493] die nahestehende *f. primitiva* als die Urform der betreffenden schweizerischen Daphnien aufgestellt. Auch ich bin derselben Ansicht, und da sie die Grundlage der folgenden Darstellung ist, will ich sie hier etwas eingehender begründen.

Schon eine morphologische Betrachtung der drei Formen führt uns zu dieser Folgerung. Es dürfte unter den Cladocerenforschern

nur eine Meinung darüber herrschen, daß die mit einer Crista (Kopfkiel) versehenen Daphnien von cristalosen Urformen abstammen und daß die Cristabildung als Anpassung an die limnetische Lebensweise zu deuten ist (siehe besonders Wesenberg-Lund [108]). Die cristalose *f. microcephala* ist somit der ursprünglichen Stammform ähnlicher als die beiden andern Formen. Ferner ist anzunehmen, daß die Crista, wie andere die Körperoberfläche vergrößernde Fortsätze der limnetischen Organismen, entstanden ist, um während der warmen Jahreszeit eine größere Schwebefähigkeit zu ermöglichen, was wegen des geringern spezifischen Gewichtes des warmen Wassers notwendig wird. Diese Ansicht, die zuerst von Wesenberg-Lund [108] begründet wurde, ist zurzeit die einzige, welche die jahreszeitliche Variation vieler Planktonorganismen genügend zu erklären vermag. Es steht mit dieser Ansicht in gutem Einklang, daß die im kalten Wasser des Frühlings lebende Form die am wenigsten umgewandelte, d. h. die der Urform am nächsten stehende ist.

Die *f. microcephala* geht, wo sie vorkommt, immer aus den überwinterten Dauereiern hervor, die bei dieser wie allen übrigen Cladoceren nur auf geschlechtlichem Wege sich entwickeln. Bei der Gattung *Leptodora* wird von den Dauereijungen die phylogenetische Entwicklung viel vollständiger rekapituliert als von den Subitaneijungen, indem bei den erstern eine naupliusähnliche Larvenform auftritt, wie es zuerst Sars zeigte [75]. Zwar weiß man noch nicht, wie weit sich diese Tatsache verallgemeinern läßt, in jedem Fall spricht sie eher für als gegen unsere Annahme. Auch Häcker [33, p. 49] fand, daß die Dauereiembryonen von *Moina* sich ursprünglicher verhielten als die Subitaneiembryonen.

Wir können somit *f. microcephala* als die phylogenetisch älteste der drei Formen ansehen. Verlassen wir nun diese Reihe und gehen zu einer andern über.

Die in kleinen Gewässern der untern Hochgebirgsregionen häufigste Daphnie mit Pigmentfleck und ohne Nebenkamm ist die von Sars als *D. longispina var. rosea* bezeichnete [71, 77] (Textfig. J). Sie ist nach Lilljeborg [45], welcher sie als die Hauptart betrachtet, in ganz Schweden gemein, und auch Richard [66] behauptet, sie sei eine der häufigsten europäischen Formen der Art. Sie hat also eine weite Verbreitung. Wie ihr Name besagt, ist sie rötlich, was mit ihrem Leben in kleinen Gewässern zusammenhängt. Außerdem zeichnet sie sich durch den mittelgroßen Kopf, dessen Länge etwa $^1/_4$ der Körperlänge erreicht, die nicht besonders hohen Schalen-

klappen, deren Dorsalrand ziemlich schwach gebogen ist, und den etwas dorsalwärts von der Medianlinie entspringenden Schalenstachel aus. Die Körperlänge beträgt 2—2,8 mm, bei den Frühlingsgenerationen ist sie größer als bei den Sommergenerationen.

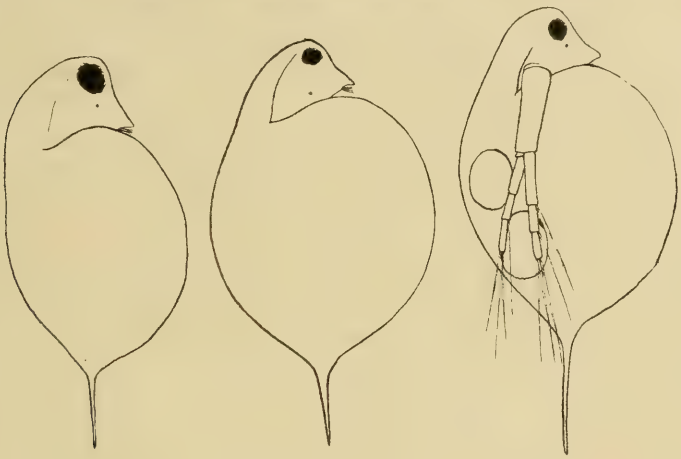

Fig. J. Fig. K. Fig. L.

Daphnia longispina Reihe *rosea-frigidolimnetica*.
Fig. J. *var. rosea*, 18 : 1. Fig. K. *var. abbreviata*, 18 : 1.
Fig. L. *var. frigidolimnetica*, 25 : 1.

Diese Form geht durch Zwischenformen in eine andere über, *var. abbreviata* Lilljeborg (Textfig. K). Sie findet sich nur im obern Teil der Grauweidenregion und in der Flechtenregion und lebt nur in sehr kalten Gewässern. Zuvor ist sie nur einmal angetroffen worden, nämlich auf der Berings-Insel, also in einem arktischen Gebiete [43]. Sie kann als eine *f. rosea* angesehen werden, die sich an sehr kaltes Wasser angepaßt hat. Ihre morphologischen Merkmale sind: ein sehr kleiner Kopf, der bei den parthenogenetischen Weibchen nur $^1/_6$ der Länge des ganzen Tieres (ohne den Schalenstachel) erreicht (bei Ephippialweibchen ist er verhältnismäßig größer), ein sehr hoher Körper, dessen Schalenklappen nur wenig länger als hoch sind, und ein ziemlich kurzer, in der Medianlinie des Tieres entspringender Schalenstachel. Die Länge beträgt 2,2—2,6 mm. Die Farbe ist, besonders an den dorsalen Teilen, tief braun, viel dunkler als bei den übrigen Formen.

Das 3. Glied dieser Serie bildet die *var. frigidolimnetica n. var.* (Textfig. L). Sie ist offenbar eine abgeänderte *var. abbreviata*, die

sich der limnetischen Lebensweise angepaßt hat. Ich habe sie in der pelagischen Region des Torne-Träsk, der, wie oben (S. 8) erwähnt, eine sehr niedere Temperatur hat, gefunden und außerdem in einigen kleinern Seen der obersten Grauweiden- und der Flechtenregion. Morphologisch weicht sie von der vorhergehenden Form nur durch geringere Körpergröße (Länge etwa 1,8 mm) und einen etwas längern Schalenstachel ab. Außerdem besitzt sie nicht die tief braune Farbe derselben, sondern ist hell braun und scheint sich auch durch eine kleinere Zahl von Subitaneiern auszuzeichnen. Wegen des spärlichen Materials bin ich jedoch unsicher, ob dies das Regelmässige ist. Die drei letztgenannten Formen fasse ich als die *rosea-frigidolimnetica*-Reihe zusammen.

Vielleicht ist dem Leser schon die große Ähnlichkeit der letzten Form mit der soeben erwähnten *f. microcephala* aufgefallen. In der äußern Körperform herrscht fast völlige Übereinstimmung: beide sind durch den sehr niedrigen und kurzen Kopf, die hochgewölbten Schalenklappen und den in der Medianebene des Tieres entspringenden Schalenstachel gekennzeichnet. Insbesondere sind die erstgenannten Merkmale beachtenswert, denn sie sind diesen beiden Formen den allermeisten übrigen limnetischen Daphnien gegenüber eigentümlich. Da weiterhin mit aller Sicherheit und nach der Meinung wohl aller Cladocerensystematiker die zu *D. hyalina* gerechneten Formen — hier *f. microcephala, obtusifrons* und *galeata* — von *D. longispina*-Formen abstammen — hier *var. rosea, abbreviata* und *frigidolimnetica* — und da, wie wir zuvor gesehen haben, *f. microcephala* als die ursprünglichste Form der ersten Serie aufzufassen ist, so ergibt sich von selbst die Folgerung, daß diese letztere von *var. frigidolimnetica* phylogenetisch abzuleiten ist.

Ich meine, daß diese Verwandtschaft der beiden Serien in folgender Weise aufzufassen ist:

Die *var. rosea* dürfen wir als Urform betrachten, sie ist ja auch die gemeinste und hat auch außerhalb der Hochgebirge eine sehr weite Verbreitung. Aus ihr ist durch Anpassung an das Leben in den kältesten Gewässern *var. abbreviata* entstanden, die in den höchsten Regionen die erstgenannte ersetzt. Das kalte Wasser aber ist spezifisch schwerer als das warme, in kaltem Wasser schweben daher die Organismen leichter als in warmem, und es wird ihnen sehr leicht, limnetisch zu leben. So könnte *var. frigidolimnetica* aus *var. abbreviata* unter nur geringfügigen Umänderungen entstehen. Von diesen ist besonders die hellere Färbung zu nennen, die ja

ohne Zweifel mit der Lebensweise zusammenhängt. Immerhin ist aber diese Form als Planktontier sehr unvollkommen ausgerüstet, was nur unter Berücksichtigung ihrer kalten Wohnorte verständlich wird.

Jene arktischen Verhältnisse, unter denen die letztgenannten Umwandlungen vor sich gehen konnten, waren bekanntlich während einer frühern Epoche der Erdgeschichte, der Eiszeit, in weit umfangreichern Gebieten als jetzt vorhanden. Während der Zeit der größten Vergletscherung herrschten sie in Mittel-Europa; als das Klima dann allmählich wärmer wurde, wurden sie, dem Eisrande folgend, auf den Norden oder nach Süden auf die Alpen eingeschränkt, und sie haben somit successiv den größten Teil Europas eingenommen. Es steht daher der Annahme nichts im Wege, die *var. frigidolimnetica* habe früher eine weit größere Verbreitung besessen als jetzt. Als aber das Klima sich veränderte, konnte unsere Daphnie sich nicht unverändert erhalten, sondern mußte sich den neuen Verhältnissen entsprechend umbilden. Insbesondere wurden wegen der stärkern Erwärmung des Wassers größere Ansprüche an das Schwebevermögen gestellt.

Wie nun diese Umbildungen erfolgten, lehrt uns wieder die nord-schwedische Formenserie. Auch in unsern Hochgebirgen fand sich *var. frigidolimnetica* früher wahrscheinlich auch in Seen, wo sie nunmehr nicht in ihrer ursprünglichen Gestalt lebt, weil das Wasser nicht mehr die ursprüngliche niedrige Temperatur hat. Sie lebt aber in der Reihe *microcephala-galeata* fort, und diese findet sich, wie die Theorie es fordert, nicht in den kältesten Seen, sondern in solchen, die etwas wärmer sind als jene, in denen ihre Stammform lebt. Zuerst ging diese letztere in die phylogenetisch ursprünglichste Form der Reihe, *f. microcephala*, über, und es ist für die Frage beleuchtend, daß eben diese während der kältern Jahreszeit vorkommt und daß sie sich der *var. frigidolimnetica* gegenüber durch einen planktonischen Charakter, eine größere, wenn auch nicht vollkommene, Hyalinität auszeichnet. Unter Anpassung an das wärmere Wasser des Hochsommers entwickelten sich die beiden übrigen Formen mit ihrem durch die vergrößerte Körperoberfläche erhöhten Schwebevermögen, zuerst die weniger spezialisierte *f. obtusifrons*, dann *f. galeata*. Jedoch gelangt auch die letztere in den Hochgebirgsseen nie zu einer solchen extremen Ausbildung wie in den wärmern Seen südlicherer Gegenden.

Ich erwähnte zu Anfang des Kapitels, daß die spätern syste-

matischen Arbeiten die hierher gehörigen Formen auf zwei Arten verteilen, *D. longispina*, wozu die Formen *rosea*, *abbreviata* und *frigidolimnetica* zu stellen wären, und *D. hyalina* mit den drei übrigen, und daß sie die beiden Arten durch einigermaßen konstante Unterschiede getrennt gefunden hatten. Wären solche in ausgedehnterm Maße vorhanden, würden sie die obige Theorie weniger wahrscheinlich machen. Die Sache mag daher näher geprüft werden.

Die letzte Arbeit, die unsere Frage erörtert, sind LILLJEBORG's „Cladocera Sueciae", die Resultate der frühern Untersuchungen sind von BURCKHARDT [5, p. 453 und 475] zusammengefaßt worden. Wir brauchen also nur diese beiden Forscher zu berücksichtigen. Ich gebe unten einen tabellarischen Vergleich, indem ich den frühern Befunden meine eignen an den nord-schwedischen Formen gemachten Beobachtungen gegenüberstelle. Da ich schon angegeben habe, welche Formen zu *D. hyalina* und *D. longispina* gerechnet werden sollen, dürfte die Tabelle ohne weiteres verständlich sein.

Frühere Befunde:	Eigne Beobachtungen:
Nach LILLJEBORG:	
Der Kopfkiel ist bei *D. hyalina* an der ganzen medianen Kontur des Kopfes vorhanden, bei *D. longispina* mindestens unterhalb des Auges nicht vorhanden.	*F. microcephala* hat gar keinen Kopfkiel, und bei *f. obtusifrons* ist er unterhalb des Auges nicht vorhanden.
Nach BURCKHARDT:	
Das Auge ist bei *D. longispina* meist sehr groß, bei *D. hyalina* meist klein oder mittelgroß. Bei der letztgenannten sind die Krystallkegel gross und sitzen der Pigmentmasse auf, nie sind sie in dieselbe eingesenkt. *D. longispina* ist in dieser Hinsicht variabel.	In den nord-schwedischen Hochgebirgen hat die ganze Reihe *microcephala - galeata* ein sehr großes Auge, wo die Krystallkegel klein und in die Pigmentmasse eingesenkt sind, gerade wie bei den in denselben Gegenden vorkommenden Formen der Reihe *rosea-frigidolimnetica.*
Der zweite Abdominalfortsatz ist bei *D. longispina* nach vorn gerichtet, bei *D. hyalina* nach hinten. BREHM [3, p. 58] fand jedoch dieses Merkmal unsicher. Auch WESENBERG-LUND [109, p. 166—167] hat die Variabilität der Abdominalfortsätze bemerkt.	Bei den nord-schwedischen Formen der *rosea-frigidolimnetica*-Reihe ist der zweite Abdominalfortsatz nach hinten gerichtet, genau in derselben Weise wie bei der *microcephala-galeata*-Reihe.

Es geht aus diesem Vergleich deutlich hervor, daß sich keine konstanten Unterschiede zwischen den beiden Gruppen finden. Was die nordschwedischen Hochgebirgsformen betrifft, findet sich jedoch eine Verschiedenheit, indem das Rostrum bei *f. microcephala*, *f. obtusifrons* und gewöhnlich auch bei *f. galeata* stumpf und kurz ist, bei den übrigen drei Formen dagegen ziemlich spitz und lang (vgl. Textfig. E—L). Es mag jedoch bemerkt werden, daß auch bei den letztern Formen die nicht völlig ausgewachsenen Tiere ein kurzes und stumpfes Rostrum haben. Meiner Ansicht nach kann diese Verschiedenheit nicht gegen die Verwandtschaft der beiden Serien sprechen.

Mit der Ansicht, die nord-schwedische *microcephala-galeata*-Reihe stehe in engster Beziehung zu den *longispina*-Formen (im Sinne der frühern Forscher), und zwar in höherm Grade als die südlichern *galeata*-Formen, stimmt sehr wohl überein, daß sie auch in gewissen morphologischen Hinsichten den *longispina*-Formen näher stehen. Ich sehe hierbei von den der *f. microcephala* allein zukommenden Eigentümlichkeiten ganz ab und gedenke nur derjenigen, die der ganzen nord-schwedischen *microcephala-galeata*-Reihe gemeinsam sind. Es sind dies: ein großes Auge mit in die Pigmentmasse eingesenkten Krystallkegeln; braune, nicht hyaline Endkrallen des Postabdomens und endlich kleinere Cristabildungen bei den Sommerformen.

Wir sind hiermit zu den südlichern Daphnien gelangt, und es kann von Interesse sein, einen kurzen Vergleich anzustellen. Es wurde schon erwähnt, daß die Sommerformen der *microcephala-galeata*-Reihe im Süden einen viel größern Kopfkiel haben, und schon im mittlern und südlichen Schweden trifft man sehr ausgedehnte Cristabildungen, durch welche der Kopf fast ebenso groß wird wie die Schalenklappen. Ähnliche Formen treten auch im übrigen Europa auf. Indessen finden sich auch hier Formen mit kleiner oder keiner Crista, nicht aber während des Sommers, sondern während der kalten Jahreszeit. Oder, mit andern Worten, wenn jene Verhältnisse, die die große Crista hervorrufen, verschwinden, tritt wieder die ursprüngliche Kopfform auf. Jedoch scheinen nicht die wahren *f. microcephala* und *obtusifrons* in südlichern Gegenden vorzukommen; die Formen ohne oder mit kleiner Crista haben hier nicht die jene Formen auszeichnenden hohen Schalenklappen, den sehr kleinen Kopf und das große Auge. Burckhardt [5, p. 493] hat auch eine sehr nahestehende *f. primitiva* aufgestellt, welche den Ausgangspunkt

der schweizerischen Entwicklungsreihen bildet. Die wahre *f. microcephala* ist jedoch ursprünglicher als diese Form.

Die *var. rosea* ist aber auch auf einem andern Wege als dem oben gezeigten in limnetische Formen übergegangen. In unsern Hochgebirgen findet sich eine in diesem Kapitel noch nicht behandelte Form, *var. intermedia n. var.* (Textfig. M). In der allgemeinen Körperform gleicht sie fast völlig der *var. rosea* (vgl. Textfig. J),

Fig. M.
Daphnia longispina var. intermedia.
25 : 1.

und sie kann ohne Zweifel als eine solche bezeichnet werden, die sich unter Anpassung an die limnetische Lebensweise einige neue Charaktere erworben hat. Es sind dies eine vollkommene Hyalinität und ein deutlicher, obwohl nur schwach ausgebildeter Kiel am obern Rande des Kopfes. In allen übrigen Merkmalen stimmt sie mit *var. rosea* völlig überein. Sie nimmt, wie ich oben (S. 20) erwähnt habe, eine Zwischenstellung zwischen *D. longispina* im Sinne von Sars [70] und Richard [66] und *D. lacustris* Sars [71, 66] ein.

Nun geht indes *D. lacustris* durch eine lückenlose Serie von Zwischenformen in andere Formen über, die noch mehr dem Planktonleben angepaßt sind und die demzufolge mit einer größern Crista versehen sind. Um einige Beispiele anzuführen, verweise ich auf *D. lacustris var. vicina* Richard [66, p. 307, tab. 24, fig. 1], *D. hyalina* Leydig [66, p. 308, tab. 23, fig. 3] und *D. hyalina var. gracilis* Hellich [66, p. 315, tab. 23, fig. 8]. Außerdem sind ähnliche Formen bei Lilljeborg [45] abgebildet. Diese Reihe von Zwischenformen will ich im folgenden die *rosea-hyalina*-Reihe nennen, weil ihre Formen mit großer Crista durch *D. hyalina* s. str. dargestellt werden. Die genannten Zwischenformen machen es unmöglich, zwischen *D. hyalina* und *D. longispina* eine scharfe Grenze zu ziehen, und so kam es, daß Lilljeborg *D. lacustris* zur erstern, Burckhardt dagegen zur letztern Art stellte. Die engen gegenseitigen Beziehungen sind aber jedenfalls außer Zweifel gestellt. Die Formen mit großer Crista variieren auch nach manchen Richtungen, und auch bei ihnen kann an der Crista eine Spitze auftreten. Es entstehen somit auf diesem Wege Formen, die von den großhelmigen *galeata*-Formen morphologisch nicht zu trennen sind, obgleich sie eine andere Herkunft haben. Die Leichtigkeit, womit solche Cristabildungen vor sich gehen können, ist auch von Burckhardt hervorgehoben worden, welcher sich u. a. folgendermaßen äußert [5, p. 481]: „Es kann nun aber sozusagen an jeder dieser Formen — mit langem oder kurzem Schnabel; mit konkavem, geradem oder konvexem Ventralkontur; ohne, mit niederer, mittlerer oder hoher, weniger weit oder weiter in sagittaler Richtung ausgedehnter Crista — an jeder dieser Formen kann eine helmförmige Spitze auftreten, wie Sars bei *D. galeata* beschrieben hat.“ Diese Konvergenzerscheinung zwischen zwei ursprünglich getrennten Formen kann uns übrigens nicht befremden, sie ist nur eine Folge des außerordentlichen Variationsvermögens dieser Daphnien. Hat doch in südlichen Gegenden fast jeder einzelne See seine besondere *hyalina*-Form, und da die *microcephala-galeata*-Reihe und die *rosea-hyalina*-Reihe aus Formen (*frigidolimnetica* und *rosea*) hervorgegangen sind, die einander sehr nahe stehen, so liegt in der Annahme eines konvergierenden Entwicklungsganges nichts Unannehmbares.

Nach dem Gesagten dürfte es verständlich sein, weshalb ich den frühern Systemen der fraglichen Daphnien nicht beistimmen kann. Die Einteilung in zwei Arten, *longispina* und *hyalina*, widerspricht dem phylogenetischen Zusammenhang der Formen, denn die letztere ist eine Gruppe, die sich aus der erstern diphyletisch ent-

wickelt hat. Die mit großer Crista versehenen Formen der *microcephala-galeata*-Reihe sind offenbar mit gewissen *longispina*-Formen näher verwandt als mit den infolge konvergierender Variationsrichtungen ähnlich aussehenden Formen der *rosea-hyalina*-Serie, und es ist unrichtig, die Endformen der beiden Serien als eine gemeinsame Art den ursprünglichern *longispina*-Formen gegenüberzustellen. Mehrere Arten beizubehalten scheint mir ebenso unrichtig, denn die Zwischenformen machen es ganz unmöglich, sie auseinanderzuhalten. Zwar könnte dies vielleicht geschehen, wenn man nur die Formen eines kleinen Gebietes berücksichtigt, jedoch nicht bei einer Vergleichung z. B. aller europäischen Formen. Es bleibt somit nichts übrig, als alle Formen zu einer einzigen, obgleich in ungewöhnlich hohem Grade variierenden Art zusammenzufassen. Da der O. F. Müller'sche Namen *longispina* vor den übrigen die Priorität hat, muß sie *Daphnia longispina* O. F. Müller heißen.

Das Gesagte möchte ich folgendermaßen zusammenfassen: Die vier Arten *Daphnia longispina*, *lacustris*, *hyalina* und *galeata* im Sinne von Sars und Richard, oder die beiden Arten *D. longispina* und *hyalina* im Sinne Burckhardt's und Lilljeborg's sowie auch *D. crassiseta* Burckhardt müssen zu einer einzigen Art vereinigt werden. *D. longispina* O. F. Müller. Unter ihren zahlreichen verschiedenen Formen ist *var. rosea* (oder ihr sehr nahestehende Formen) die ursprünglichste. Aus ihr ist einerseits *var. abbreviata* unter Anpassung an sehr kalte Gewässer hervorgegangen. Aus dieser entstand unter Anpassung an die limnetische Lebensweise *var. frigidolimnetica* und aus letzterer unter weiterer solcher Anpassung die Reihe *microcephala-obtusifrons-galeata*. Andrerseits entwickelte sich *var. rosea* auch unmittelbar zu limnetischen Formen wie *var. longispina* (im Sinne von Sars), *lacustris* und *hyalina* (s. str.). Infolge konvergierender, durch ähnliche (limnetische) Lebensweise hervorgerufener Variationsrichtungen zwischen dieser letztern und der eigentlichen *f. galeata* ist eine Gruppe von Formen entstanden, die morphologisch nicht zu unterscheiden sind, obgleich sie einen verschiedenen Ursprung haben.

Möglicherweise nehmen die genannten Formen mit großer Crista

nicht die letzte Stufe der Entwicklungsreihe ein, denn es ist nach den Angaben, die Lilljeborg [45] und Wesenberg-Lund [109, p. 166] über Zwischenformen zwischen diesen Formen und den Arten der (übrigens unhaltbaren) Gattung (bei Lilljeborg Untergattung) *Hyalodaphnia* geliefert haben, höchst wahrscheinlich, daß auch diese letztern mittelbar von *D. longispina* abstammen. Auf diese Frage näher einzugehen, habe ich jedoch in diesem Zusammenhange keinen Anlaß.

Wenn die *microcephala-galeata*-Reihe in der genannten Weise entstanden ist, wird ihr Ursprung offenbar in Gegenden mit arktischem Klima zu suchen sein, entweder in Mittel-Europa während der Eiszeit oder auch in einer andern arktischen Gegend. Auch die durch *var. intermedia* vermittelte Übergangsserie *rosea-hyalina* hat sich, nach dem Vorkommen dieser Varietät zu urteilen, in kalten, als subarktisch oder subalpin zu bezeichnenden Seen entwickelt. Immerhin ist aber die Möglichkeit gar nicht ausgeschlossen, daß andere von den zu *D. hyalina* früher gestellten Formen, in Anbetracht des großen Variations- und Anpassungsvermögens dieser Tiere, in temperierten Seen entstanden sind.

2. *Polyphemus pediculus* (Linné).

Über die nordische Herkunft der Art.

Durch die Untersuchungen über diese Art bin ich zu der Auffassung gekommen, daß sie eigentlich eine arktische oder subarktische Art ist, deren südliche Kolonien als die ersten Vorposten eines Vorrückens nach dem Süden aufzufassen sind, und zwar aus folgenden Gründen:

Erstens ist die Verbreitung eine hauptsächlich nördliche. Wie ich zuvor Gelegenheit gehabt habe zu erwähnen, ist die Art in fast allen arktischen Gebieten gefunden worden, und im arktischen und subarktischen Skandinavien gehört sie zu den allerhäufigsten Cladoceren. Im mittlern Europa dagegen ist sie im ganzen ziemlich selten, wenigstens viel weniger gemein als im Norden.

Im nördlichen Skandinavien wird sie auch beträchtlich größer. Nach Lilljeborg's und meinen eignen Messungen sind die Jungfernweibchen der ersten Generation 1,4 bis 1,6 mm lang, in den Alpen beträgt ihre Länge nach Brehm [4,

p. 398], Stingelin [98] u. a. nie mehr als 0,905—0,95 mm. Schon Brehm wurde durch solche Vergleiche zu der Ansicht vom nordischen Ursprung der Art geführt.

Parallel dieser beträchtlichern Größe geht eine größere Fruchtbarkeit. Nach den Angaben Lilljeborg's tragen die Jungfernweibchen 20—25 Eier, und selbst habe ich eine noch größere Zahl gefunden, bei einigen Kolonien beträgt die Mittelzahl etwa 30, und einzelne Individuen können gegen 40 Eier in derselben Brut hervorbringen. Im Süden wurde niemals eine auch nur annähernd so hohe Zahl beobachtet; Weismann [102, p. 161] fand, ebenfalls bei der Frühlingsform, von welcher das oben Gesagte gilt, nicht mehr als 9 Eier. Diese kräftigere Eierproduktion im Norden deutet wohl sicher an, daß die Art hier ihre günstigsten Lebensbedingungen findet.

Auch in der Kürze des Fortpflanzungscyclus der nördlichen Kolonien, welcher nur etwa den halben Sommer in Anspruch nimmt, liegt ein Beweis für den oben ausgesprochenen Satz. Wie ich schon zuvor erörtert habe (S. 93 f.), kann dies nicht als eine Anpassung an die Kürze des arktischen Sommers gedeutet werden, sondern muß ein ursprünglicher Zustand sein, aus dem die längern Cyclen der südlichen Kolonien sich allmählich entwickelt haben.

3. *Bythotrephes longimanus* Leydig.

Die Phylogenie des Auges, die gegenseitige Stellung der verschiedenen Formen und die nordische Herkunft der Art.

Keine andere Süßwasser-Entomostrake dürfte mehr geeignet sein, die Einflüsse verschiedener Existenzbedingungen zu beleuchten, als *Bythotrephes longimanus* Leydig. Einerseits sind die verschiedenen Formen der Art einander sowohl in morphologischer als in biologischer Hinsicht sehr unähnlich, und andrerseits ist ihr genetischer Zusammenhang durch eine lückenlose Serie von Zwischenformen unzweideutig dargelegt. Schon dies lädt zu einer eingehendern Untersuchung ein. Dazu kommt, daß das Auge des Tieres schon zuvor studiert worden ist, wobei man zu Schlußfolgerungen kam, nach denen es wahrscheinlich war, daß die verschiedenartige Lebensweise der verschiedenen Formen eine verschiedenartige Ausbildung des Auges

hervorgerufen hatte. Hierauf zielten auch zunächst meine Untersuchungen hin, und auf diesem Wege gelangte ich zu meiner jetzigen Auffassung von der gegenseitigen Stellung der Formen der Art und weiter von ihrem lokalen Ursprung. Hierdurch gewann ich einen andern und, wie ich glaube, auch einen richtigern Einblick in diejenigen Faktoren, welche die phylogenetische Entwicklung des so hoch ausgebildeten *Bythotrephes*-Auges bewirkt haben, als ihn frühere Forscher erhalten konnten.

Bevor ich die Verschiedenheiten im Bau des Auges näher bespreche, will ich über seine allgemeine Organisation kurz berichten, nach den Beschreibungen, welche Chun [8] und vor allem Miltz [53] vom Auge der Fam. *Polyphemidae* gegeben haben. Dasselbe hat in dieser Familie eine höhere Ausbildung erlangt als bei irgendeiner andern Cladocerengruppe, bei *Bythotrephes* ist es vielleicht am meisten differenziert. Es setzt sich hier aus zwei Abteilungen zusammen, dem Frontauge, welches den dorsalen Teil, und dem Ventralauge, welches den ventralen und vordern Teil einnimmt (Taf. 2, Fig. 16). Im Frontauge sind die Krystallkegel groß, haben lange Stiele und lange Rhabdome (percipierende Teile) und konvergieren gegen einen Punkt, der dem Ventralrande des Auges nahe liegt. Im Ventralauge sind die Krystallkegel kleiner, aber bedeutend zahlreicher, haben kürzere Stiele und Rhabdome und konvergieren gegen einen Punkt, der ziemlich in der Mitte der innern (hintern) Fläche des Ventralauges gelegen ist. Die Zwischenräume zwischen den Rhabdomen werden in beiden Teilen des Auges von den Retinulazellen, welche, 5 um jedes Rhabdom, den hauptsächlichen Ort der Pigmentbildung [1]) ausmachen, und den sog. Stützzellen eingenommen, deren es für jedes Rhabdom 2 im Frontauge und 1 im Ventralauge gibt. Diese Zellen ragen nach außen über die Retinulazellen hervor, im Ventralauge reichen sie bis zu den äußern Teilen der Krystallkegel, im Frontauge gehen sie nur ein Stückchen ihren Stielen entlang. Die äußern Teile der Zwischenräume zwischen den Krystallkegeln des Frontauges sind mit einer Flüssigkeit erfüllt.

Diejenigen Formen der Art, die ich im folgenden besprechen

1) Das Pigment wird von Leydig [40] als dunkel violett, von Claus [9] als meistens rotbraun und von Miltz als rein schwarz angegeben. Bei *B. longimanus* Leydig s. str. Lillj., von welchem ich in Frostviken lebende Tiere mikroskopisch untersuchte, ist die Pigmentmasse im innern Teile schwarz, am Rande dagegen rotbraun. Bei den im Brutraume befindlichen Embryonen ist die ganze Masse rotbraun.

werde, decken sich nicht mit den von Lilljeborg [45] aufgestellten Varietäten. Sie können in eine nördliche und eine südliche Gruppe geteilt werden. Zur erstern gehören *var. arctica* Lillj. und die nord-skandinavische Form von *B. long.* s. str. Lillj. Zur südlichen Gruppe gehören die südlichen Formen der letztgenannten, für welche die Schweizer Form als Typus aufgestellt wird. Die *var. brevimanus* Lillj. ist in diese Untersuchung nicht mit einbezogen, teils weil sie der Hauptart sehr nahe kommt, teils weil sie nur im südlichen Schweden angetroffen ist, welche Gegend für die Untersuchung nicht dasselbe Interesse hat wie die nördlichern und südlichern Gegenden.

In erster Linie weichen die Formen durch die Ausbreitung des Pigments voneinander ab. Bei der von Chun und Miltz untersuchten südlichen Form (aus dem Genfer See) ist das Pigment auf die Retinulazellen und die innern Teile der Stützzellen beschränkt, die äußern außerhalb der Retinulazellen gelegenen Teile derselben aber entbehren dessen gänzlich, sowohl im Front- als Ventralauge. Dies geht aus den von Miltz in fig. 1, 2 und 7 auf tab. 1 und fig. 13 auf tab. 2 gegebenen Abbildungen deutlich hervor, welche sowohl den Bau des Auges im ganzen wie auch die Stützzellen einzeln darstellen, und ich habe in Fig. 18 und 19 auf Taf. 2 zwei von ihnen kopiert. Der genannte Verfasser wie auch Chun erwähnen dieses Verhältnis auch im Texte ausdrücklich. Selbst habe ich auch Augenschnitte von Tieren untersucht, die im Genfer See von Prof. P. T. Cleve, Upsala, eingefangen worden sind, und sie in völliger Übereinstimmung mit den von Miltz gegebenen Abbildungen gefunden.

Die nord-skandinavischen Formen dagegen, sowohl die Hauptart aus den Hochgebirgen Frostvikens als auch die *var. arctica* aus der Torne- und Lule-Lappmark, zeigen eine kräftigere Ausbreitung des Pigments (Taf. 2, Fig. 16 und 17). Im Frontauge enthalten so die Stützzellen Pigment in ihrer ganzen Ausdehnung, also auch an ihren außerhalb der Retinulazellen gelegenen Teilen, vorwiegend an der Oberfläche. Nur diejenigen Stützzellen, welche die Stiele der das Frontauge nach hinten begrenzenden Krystallkegel umgeben, sind in ihren äußern Spitzen mehr oder weniger pigmentfrei. Die Stützzellen des Ventralauges sind auch bis in ihre Spitzen pigmentiert, und da diese bis zu den äußern Teilen der Krystallkegel oder wenigstens bis zur Berührungsstelle zweier benachbarter Kegel reichen, ist auch das Pigment ebenso weit nach außen verbreitet. Das Plus von pigmentierter Masse im Ventralauge, das die nörd-

lichen Formen der südlichen gegenüber hierdurch haben, entspricht etwa $^1/_3$ des pigmentierten Teiles der letztgenannten, wobei jedoch zu bemerken ist, daß das Pigment der Stützzellen hier wie im Frontauge bedeutend weniger dicht gelagert ist als in den Retinulazellen. Der Unterschied zwischen den nördlichen und den südlichen Formen macht sich auch bei der Totalansicht der Tiere bemerkbar. Bei den erstgenannten ist der pigmentierte Teil des Auges nach außen nicht scharf begrenzt, sondern wird allmählich heller, und die halbdunkle äußere Schicht setzt sich eben aus den schwach pigmentierten äußern Teilen der Stützzellen zusammen. Die Pigmentmasse der südlichen Form dagegen ist nach außen scharf umschrieben, offenbar weil ihr äußerer Rand durch die stark pigmentierten Retinulazellen gebildet wird.

Diese Abweichungen zwischen den verschiedenen Formen sind freilich betreffs des Frontauges ziemlich gering, sie traten aber bei all den zahlreichen von mir untersuchten Exemplaren konstant auf und machen einen ganz bestimmten Unterschied aus.

Das *Bythotrephes*-Auge ist zweifelsohne aus einem Typus entwickelt, der dem Auge der benachbarten Gattung *Polyphemus* nahe stand. Dies zeigt im grossen und ganzen dieselben Eigentümlichkeiten dem Daphnidenauge gegenüber, welch letzteres den für die Cladoceren allgemeinen Urtypus vertritt (siehe Miltz [53]). Auch bei *Polyphemus* ist eine Differenzierung in Front- und Ventralauge durchgeführt, obgleich der Unterschied zwischen beiden nicht so scharf ist, indem die Sehelemente des Ventralauges und die des Frontauges nicht so bestimmt nach zwei verschiedenen Punkten konvergieren wie bei *Bythotrephes*; eine Verlängerung der Rhabdome und der Krystallkegelstiele ist eingetreten, nicht aber in demselben Grade wie bei *Bythotrephes*, und die Zahl der Sehelemente ist vermehrt worden, obgleich sie nicht die Zahl der letztgenannten Gattung erreicht hat.

Miltz nimmt es auch als möglich an, daß das *Bythotrephes*-Auge aus einem dem Auge der Gattung *Leptodora* nahestehenden Typus hervorgegangen sei. Dieser Hypothese muß ich aufs bestimmteste entgegentreten, und da meine oben ausgesprochene Annahme die Grundlage meiner folgenden Auseinandersetzungen ausmacht, will ich hier die Miltz'sche Auffassung einer nähern Kritik unterziehen. Sie ist schon durch die Tatsache widerlegt, daß die nahe Verwandtschaft zwischen *Bythotrephes* und *Polyphemus* betreffs des allgemeinen Körperbaues außer allem Zweifel steht, während *Leptodora* mit ihnen

nur eine entfernte Zusammengehörigkeit zeigt. Dies hat im System seinen Ausdruck in der Weise gefunden, daß die letztgenannte Gattung nicht nur zu einer andern Familie, sondern auch zu einem andern Tribus gestellt wird, und es ist mir sehr wahrscheinlich, daß die von Weismann [101, p. 407 f.] vertretene Ansicht die richtige ist, nach welcher *Leptodora* einen schon von den Urcladoceren abgetrennten Zweig bildet. Dieser Ansicht hat in jüngster Zeit auch Wesenberg-Lund beigestimmt [109]. Freilich bespricht Miltz die *Leptodora* unter den Polyphemiden, dies kann aber nur auf einer Ignorierung der Resultate der neuern Systematik beruhen. Seit 1865 hat die Fam. *Leptodoridae* einen eignen Tribus *Haplopoda* ausgemacht.

Unter diesen Umständen erscheint es mehr als unwahrscheinlich, daß *Bythotrephes* im Bau des Auges der *Leptodora* näher stehe als dem *Polyphemus*. Und das Auge selbst deutet auch derartiges nicht an. Auch Miltz, der doch die Abstammung von *Polyphemus* als ebenso annehmbar bezeichnet, betont, daß in der großen Zahl der Facetten, ihrer retinopigmentären Natur, ihren stäbchenförmigen Rhabdomen und langen, gestielten Krystallkegeln eine Übereinstimmung mit *Leptodora* zu erblicken ist. Wohl wahr, indessen muß die annähernde Übereinstimmung in der Zahl der Facetten, die doch nur eine annähernde ist, an und für sich nicht notwendig eine Homologie bedeuten, sie kann sehr wohl nichts als eine Parallelerscheinung sein. Daß die Facettenzahl des Cladocerenauges Schwankungen unterworfen ist, geht sehr deutlich aus einem Vergleich der Familien und Gattungen hervor, welche bald nur wenige (die meisten Familien), bald mehrere Hunderte (*Leptodora* und *Bythotrephes*) Facetten besitzen. Eine Zahlvermehrung muß während der phylogenetischen Entwicklung der *Leptodora* offenbar stattgefunden haben, und die Annahme einer solchen auch während der Entwicklung des *Bythotrephes* aus *Polyphemus*-ähnlichen Vorfahren kann uns nicht befremden, besonders da die größere Facettenzahl der letztgenannten Gattung den Daphniden gegenüber zeigt, daß eine solche Vermehrung den Polyphemiden gar nicht fremd gewesen ist. In der Pigmentierung und im Bau der Rhabdome und der Krystallkegel ist die Übereinstimmung zwischen *Bythotrephes* und *Leptodora* nicht größer als die zwischen der letztgenannten Gattung und den beiden Polyphemidengattungen *Podon* und *Evadne*, und die offenbare Abstammung der Augen der letztern vom *Polyphemus*-Auge wird auch von Miltz nicht in Abrede gestellt. Gegen die Annahme einer Herkunft des *Bythotrephes*-Auges aus dem *Leptodora*-Auge kann

als Hauptgrund angeführt werden die Zerteilung des erstgenannten in ein Front- und ein Ventralauge, ein Organisationsprinzip, das in der ganzen Polyphemidenfamilie zu verfolgen ist, dagegen nicht bei *Leptodora* auftritt. Miltz behauptet freilich, auch bei dieser Gattung sei es angedeutet. Die Verschiedenheit zwischen den dorsalen und den ventralen Facetten beruht jedoch hier nur auf unbedeutenden Längenunterschieden und kann nicht dieselbe Anpassungserscheinung sein wie die Zweiteilung des Polyphemidenauges, vielmehr beruht sie, wie das auch Miltz angibt, auf rein mechanischen Ursachen (dem Druck des Sehnerven). Von einer Differenzierung des Auges in Ventral- und Frontauge in demselben Sinne wie bei den Polyphemiden kann bei *Leptodora* keine Rede sein.

Das *Bythotrephes*-Auge kann also nur aus dem Auge *Polyphemus*-ähnlicher Vorfahren abgeleitet werden. Nun zeigt aber die letztgenannte Gattung eine weit größere Ausbreitung des Pigments als die erstgenannte, indem die Stützzellen nicht nur in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern auch dichter pigmentiert sind und sich sowohl im Front- als im Ventralauge bis nach den Seiten der Krystallkegel hin erstrecken. Die nordischen Formen von *B. longimanus* kommen somit in der Pigmentierung dem *Polyphemus* näher, als es die südlichen tun, d. h. sie behaupten eine ursprünglichere Entwicklungsstufe als diese.

Eben dafür sprechen auch andere Eigentümlichkeiten. Hinter dem eigentlichen Frontauge, zwischen diesem und dem obern Teile des großen Sehganglions, wird man sowohl auf Median- als Horizontalschnitten einige kleine birnförmige Gebilde gewahr (Taf. 2, Fig. 16 *r. k*), welche offenbar nicht anderes als rudimentäre Facetten sind. Die Krystallkegel sind sehr klein, bald verhältnismäßig kurz und breit, bald länger und schmäler und von einer ausgezogen spindelförmigen Gestalt, und sie erreichen nie den äußern Rand des Augapfels, sondern sind im innern Teile jenes mit Flüssigkeit erfüllten Raumes verborgen, der dem Ganglion aufliegt und den obern Teil des Frontauges hinten umgibt. Die 5 Zellen, aus denen die Krystallkegel zusammengesetzt sind, sind miteinander lockerer verbunden als bei den funktionsfähigen Facetten, und an Querschnitten (Horizontalschnitten durch das Auge) sind sie durch deutliche Zwischenräume getrennt. Die Kegelstiele sind sehr kurz, ebenso die Rhabdome, und sie werden von einer Pigmentscheide von entsprechend geringer Länge umgeben. Neben diesen morphologischen Degenerationserscheinungen zeigen sich auch chemische Veränderungen,

denn die Kegel werden durch Eosin viel intensiver gefärbt, als es gewöhnlich der Fall ist.

Diese rudimentären Facetten würden möglicherweise als mit jenen beiden Querreihen von Facetten homolog angesehen werden können, welche bei *Polyphemus* hinter dem eigentlichen Frontauge zu finden sind und welche nicht dieselbe Größe wie die übrigen erreicht haben (siehe MILTZ [53], tab. 3, fig. 20). MILTZ hat dagegen bemerkt, daß, wenn man diese Facetten bei *Polyphemus* zum Frontauge zählt, dieses dieselbe Zahl von Facetten wie bei *Bythotrephes* bekommt. Dieser Übereinstimmung kann jedoch kein Gewicht beigelegt werden, sondern sie ist sicher mehr zufälliger Natur. Denn mit Einschluß der rudimentären Facetten bekommt bei *Bythotrephes* das Frontauge eine größere Gesamtzahl von Facetten als bei *Polyphemus*, die einzelnen Facetten bei beiden als homolog zu betrachten kann also nicht berechtigt sein. Überhaupt ist es nicht anzunehmen, daß das jetzige *Polyphemus*-Auge den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Auges von *Bythotrephes* gewesen ist, und aus diesem Grunde wird auch die oben besprochene Homologie der rudimentären Facetten der beiden Gattungen nicht wahrscheinlich.

Die Ursache für die Reduktion der hintersten Facetten ist leicht verständlich. Das Auge der Polyphemiden ist nämlich aus dem für die Cladoceren ursprünglichen Daphnidentypus hervorgegangen teils dadurch, daß das ganze Auge vergrößert worden ist, teils durch eine Vergrößerung und auch eine Formveränderung der einzelnen Elemente und endlich auch durch eine Vermehrung ihrer Zahl. Bei *Bythotrephes* scheint letztere nicht mehr stattzufinden, wir sehen ja im Gegenteil, daß eine Reduktion der Zahl eingetreten ist; ob das ganze Auge noch jetzt in der Richtung auf eine Vergrößerung hin sich entwickelt, kann nicht entschieden werden, dagegen dürfte eine Vergrößerung der Außenflächen der Krystallkegel sich vollziehen, und eben hierin haben wir wahrscheinlich den Grund für die Reduktion der Zahl nach zu suchen. Denn es leuchtet ein, daß durch eine solche Vergrößerung eine Verschiebung der äußeren Krystallkegel gegen die Ränder des Auges bewirkt werden mußte, und als dieselbe soweit fortgeschritten war, daß andere Körperteile zwischen die Kegel und die Kopfoberfläche traten, konnte das Licht nicht mit hinreichender Stärke zu den Kegeln gelangen, und sie wurden außer Funktion gesetzt. Es ist in diesem Zusammenhange von Interesse, daß auch im Ventralauge die hintersten der lateralen Facetten in derselben Weise vom Lichte isoliert sind, und auch sie

zeigen dasselbe rudimentäre Aussehen, obwohl in weniger hervortretendem Grade.

Aber kehren wir zur Vergleichung der verschiedenen Formen von *Bythotrephes longimanus* zurück. Die nördlichen Formen haben im Frontauge etwa 20 rudimentäre Facetten, von denen die lateral gelegenen oft in zwei Querreihen hintereinander angeordnet sind. Miltz gibt nichts über ihr Vorkommen bei der südlichen Form an, er hat offenbar keine beobachtet, denn er sagt: „— — bleibt hier innerhalb der Cornea am obern hintern Rande ein kleiner Raum frei, welcher keine Krystallkegel enthält, sondern mit Flüssigkeit angefüllt ist.“ Bei Exemplaren aus dem Genfersee, die ich untersucht habe, waren sie jedoch vorhanden, obgleich nur etwa fünf. Sei es, daß sie immmer da sind oder bisweilen vermißt werden, sicher ist ihre Zahl kleiner als bei den nord-skandinavischen Formen.

Auf den ersten Blick hin könnte es vielleicht den Anschein haben, als ob dies bedeute, die nördlichen Formen seien weniger ursprünglich als die südlichen, denn erstere besitzen ja mehr rudimentäre Facetten, und die Reduktion scheint somit bei ihnen weiter fortgeschritten zu sein. Wenn wir die Sache näher untersuchen, müssen wir indes zur entgegengesetzten Auffassung gelangen. Die funktionsfähigen Facetten sind nämlich ihrer Zahl nach konstant. Sie sind in einer bestimmten Zahl von Längsreihen mit einer bestimmten Zahl in jeder Reihe geordnet, und Miltz fand ihrer regelmäßig 57. Dasselbe gilt auch von den nord-skandinavischen Formen, wovon man sich leicht an Horizontalschnitten durch das Auge überzeugen kann. Die größere Zahl der rudimentären Facetten bei diesen kann somit nicht auf Reduktion von solchen beruhen, die ihre Gegenstücke unter den funktionsfähigen Facetten der südlichen Form haben, sondern sie muß so gedeutet werden, daß die letztgenannte Form in der Reduktion am weitesten fortgeschritten ist, indem bei ihr einige Facetten ganz geschwunden sind, welche bei den nördlichen Formen noch in rudimentärem Zustande sich finden. Auch in dieser Hinsicht sind letztere somit ursprünglicher.

Es gibt indessen noch andere Organe als das Auge, welche eine verschiedenartige Ausbildung bei den verschiedenen Formen zeigen. Dies gilt auch vom Längenverhältnis zwischen den Beinen des ersten Paares und der Körperlänge. Bei den nördlichen Formen beträgt die Länge der drei distalen Glieder[1]) des genannten Beinpaares,

1) Die beiden proximalen sind nicht mitgerechnet, weil die Undurch-

mit Ausschluß der Endborsten, im Durchschnitt für verschiedene Kolonien 42,2—62,4 % der Körperlänge, von der Stirn bis zum Anus gemessen, bei der südlichen Form dagegen ist die entsprechende Zahl viel höher, 88,2.

Auch die Bewehrung dieses Beinpaares und der folgenden zeigt ähnliche Verhältnisse. Die Börstchen des dritten Gliedes sind bei den nördlichen Formen, wie auch Lilljeborg bemerkt hat, zahlreicher als bei der südlichen.

Endlich ist auch der Schwanz bei der südlichen Form relativ länger als bei der nördlichen.

Durch alle diese Eigentümlichkeiten kommen die nördlichen Formen dem ursprünglicher gebauten *Polyphemus* näher, der bedeutend kürzere Beine des ersten Paares, zahlreichere Borsten am dritten Gliede der Beine und viel kürzern Schwanz als *Bythotrephes* hat.

Wie kommt es nun, daß *Bythotrephes longimanus* in nördlichen Gegenden ursprünglicher gebaut ist als in südlichen? Bevor wir diese Frage beantworten können, müssen wir einige biologische Eigentümlichkeiten der Art erörtern.

Die betreffende Art wurde lange als besonders selten angesehen. Nunmehr ist sie in der Schweiz in einer großen Zahl von Seen gefunden und kann hier nicht als selten bezeichnet werden, was sicher darauf beruht, daß die Schweiz bekanntlich eine große Zahl von sehr tiefen Seen besitzt und die Art hier ein Tiefenbewohner ist. In der mitteleuropäischen Ebene aber ist sie nur relativ wenige Male angetroffen worden, obgleich dieses Gebiet limnologisch sehr gut durchforscht ist. Auch von der schwedischen Ebene ist dasselbe zu sagen, und Lilljeborg [45] bezeichnet hier ihr Vorkommen als sporadisch. Anders jedoch weiter gegen Norden, wie ich schon zuvor bemerkt habe. In Frostviken kam sie allgemein vor, ebenso an geeigneten Orten in Lappland, und auf der Halbinsel Kola scheint sie auch nicht selten zu sein [45, 64]. Im Süden kommt sie immer in sehr geringer Individuenzahl vor. Im Norden dagegen konnte ich leicht große Massen von der *var. arctica* erhalten, und ich sah sie mehrmals an den Ufern in ziemlich dichtgedrängten Scharen zusammenstehen.

Außerdem wird sie in diesen Gegenden bedeutend größer als

---

sichtigkeit der konservierten Tiere ihre Messung erschwerte. Wegen ihrer geringen Länge ist auch ihre Variation unbedeutend, und sie hätten auf das Resultat keinen erwähnenswerten Einfluß ausgeübt.

im Süden. *Var. arctica*, die eine Länge von bis zu 5 mm ohne den Schwanz erreicht und die größte aller europäischen Cladoceren ist, ist in ihrer typischen Ausbildung nicht südlich vom nördlichen Lappland (Sarekgebirge) gefunden worden. Je weiter gegen Süden die Art lebt, desto kleiner wird sie, und *var. arctica* geht in die Hauptform allmählich über, sowohl betreffs der Größe als der übrigen Merkmale. Lilljeborg erwähnt Zwischenformen zwischen beiden, und das von mir eingesammelte Material bildet eine lückenlose Übergangsserie. Im südlichen Schweden beträgt die Größe nur 2—3 mm und in der Schweiz etwa 2 mm. Parallel dieser Reduktion der Körpergröße geht auch eine Schwächung der Eierproduktion. *Var. arctica* hat gewöhnlich 7—9 Subitaneier und 4—6, ausnahmsweise bis zu 9 Dauereier, die Hauptart in nördlichen Gegenden (Frostviken) bis zu 6 Subitaneier und 4 Dauereier, im südlichen Schweden und Dänemark nach Lilljeborg, P. E. Müller [56] und Wesenberg-Lund [109] höchstens 4 der erstgenannten und nur 2 der letztgenannten, in der Schweiz hat sie nach Weismann [102], der ihre Eierbildung besonders genau studierte, nie mehr als 4 Subitaneier, gewöhnlich deren 2—3, selten 1, und nur 2 Dauereier.

Dieses allgemeinere Vorkommen, die ansehnlichere Größe und kräftigere Eierproduktion im Norden kann kaum anderes bedeuten, als daß die Existenzbedingungen hier für die Art die geeignetsten sind und ihrer Organisation am besten entsprechen, und dies muß darin seinen Grund haben, daß sie am meisten denjenigen Existenzbedingungen ähnlich sind, welche die Art während ihrer phyletischen Entwicklung umgaben und auf welche sie ihr Anpassungsvermögen am meisten konzentriert hat. Zwar könnte man hiergegen bemerken, eine größere Eierzahl ließe sich auch in einer entgegengesetzten Weise deuten, da es theoretisch sehr möglich wäre, daß die Art durch eine lebhaftere Fortpflanzung der durch widrige äußere Umstände erhöhten Sterblichkeit entgegenzuwirken suchte. Ich glaube jedoch nicht, daß dieser Weg der Art offen gestanden hätte. Ein Ei besitzt dem Muttertiere gegenüber eine so bedeutende Masse, daß man genötigt wird, eine beträchtliche Erhöhung der allgemeinen Lebenskraft desselben vorauszusetzen, um eine Vermehrung der Eierzahl annehmen zu können, und zwar dürfte letztere mit der Körpergröße des Muttertieres in engster Beziehung stehen, welche aber unter ungünstigen Lebensbedingungen nicht erhöht werden kann. Bei *Bythotrephes* darf man einen noch innigern Kausalzusammenhang zwischen der Körpergröße und der Embryonenzahl als bei den

meisten übrigen Cladoceren annehmen, denn die Embryonen haben hier eine sehr bedeutende Größe erreicht, wenn sie den Brutraum verlassen.

Einen Ersatz für die kleinere Eierzahl hat jedoch die südliche Form in ihrer Fortpflanzung, wenn auch nicht in ihrer Intensität, so doch in der langen Dauer der parthenogenetischen Fortpflanzung, die in diesen südlichen Breiten über den größten Teil des Jahres sich erstreckt. Dies dürfte für die betreffende Form von hervorragender Bedeutung sein, und ich glaube nicht fehlzugreifen, wenn ich behaupte, ohne diese verlängerte Fortpflanzungszeit wäre die Art bei weitem nicht so zahlreich in der Schweiz vertreten, wie sie es tatsächlich ist.

Zu dieser langen Dauer steht die Kürze der Fortpflanzungszeit der *var. arctica* in schärfstem Gegensatz. Wie ich schon zuvor bemerkt habe (S. 85 u. 93), ist diese sehr kurz, sie ist nicht einmal so lang, wie es die Naturverhältnisse zulassen, sondern die Tiere bilden schon mitten im Sommer Dauereier, dann stirbt die Jahreskolonie ab, um erst im nächsten Frühling wieder aufzuleben. Man kann nicht anders, als hierin ein ursprüngliches Verhältnis sehen. Die kurze Fortpflanzungsdauer der *var. arctica* dürfte daraus zu erklären sein, daß sie wegen der im übrigen günstigen Existenzbedingungen nicht verlängert zu werden brauchte, während dagegen dies für die südlichere Form wegen ungünstiger Bedingungen nötig wurde.

Die Antwort auf die soeben aufgestellte Frage muß daher folgendermaßen lauten: die ursprünglichere Organisation der nördlichen Formen beruht darauf, daß diese unter ursprünglichern äußern Bedingungen leben als die südliche Form. *Bythotrephes longimanus* ist seinem Ursprunge nach eine subarktische Art, welche jetzt unter den günstigsten Bedingungen in den nördlichsten Teilen Europas lebt, im Süden dagegen unter ihr ursprünglich fremden Verhältnissen. Hiermit soll nicht gesagt sein, das nördlichste Europa müsse notwendig das Centrum für ihre Ausbildung abgegeben haben. Dies kann möglicherweise in Mitteleuropa während der Eiszeit oder in andern Gegenden gelegen haben. Das Klima dieser Gegenden muß aber demjenigen ähnlich gewesen sein, das nunmehr im nördlichsten Europa, etwa an der Eismeerküste oder in den skandinavischen Hochgebirgen, herrscht. Nach der Schweiz und den benachbarten Gebieten ist die Art, wie vorher erörtert wurde, sicher im Anschluß an die Eiszeit gekommen.

In südlichen Gegenden ist die Art ein Tiefenbewohner, der nur in der limnetischen Region der großen Seen vorkommt. Ich verweise auf die Literaturangaben, die ich hierzu S. 113 citiert habe. Bezeichnend für die Lebensweise der Art ist ihre erste Entdeckung. Sie wurde im Mageninhalt einiger Blaufelchen aus dem Bodensee gefunden, und obgleich sie offenbar in großer Menge im See vorkam, konnte doch Leydig, der die Entdeckung machte, kein einziges lebendes Tier bekommen, weil er sie in den obersten Wasserschichten suchte, und die erste Beschreibung mußte nach diesem halb verdauten Materiale ausgeführt werden. Auch der Gattungsname deutet dieselbe Lebensweise in der Tiefe an. Ganz anders im nördlichsten Skandinavien. Wie S. 113—114 bemerkt wurde, lebt sie hier litoral in Teichen und Tümpeln, und nur die nördliche Form der Hauptart fand ich in eigentlichen Seen.

Wenn wir nun sehen, daß diese Lebensweise eben von den am ursprünglichsten gebauten Formen geführt wird, welche auch sonst unter ursprünglichern Bedingungen als die südliche Form leben, so können wir uns nicht der Schlußfolgerung verschließen, daß auch diese biologische Eigentümlichkeit ursprünglicher ist. Ich glaube auch, daß diese Folgerung richtig ist, wenn ich sie so ausdrücke, daß das Tiefenleben der südlichen Form nicht die für die Art ursprüngliche Lebensweise, sondern eine sekundäre Erwerbung ist.

Es ist in diesem Zusammenhange interessant, einen Vergleich mit der nahestehenden Art *B. cederströmi* Schoedler anzustellen. Auch diese, die nur in Skandinavien gefunden ist, hat im Norden eine größere Form, *var. robusta* Lillj., mit kürzerm Schwanze, kürzern Beinen des ersten Paares und mehr Eiern als die Hauptform und die *var. connectens* Lillj., welche im südlichen Schweden leben. Auch lebt die erstgenannte Varietät in kleinen Gewässern, die Hauptform und die letztgenannte Varietät dagegen nur limnetisch in größern Seen. So treffen auch bei dieser Art die ursprünglichern Charaktere in der Variationsreihe mit derselben Lebensweise wie derjenigen der nördlichen Formen von *B. longimanus* zusammen.

Chun und nach ihm Miltz kamen durch ihre Untersuchungen zu einer andern Auffassung, die bei ihrer Kenntnis der Tiere ganz berechtigt erscheinen konnte, jetzt jedoch aufgegeben werden muß. Miltz, der die Frage am eingehendsten erörtert hat, ist der Ansicht, die treibende Kraft für die Umbildungen, unter welchen das Polyphemidenauge sich aus dem Daphnidenauge entwickelte, sei

teils in der Raubnatur der Tiere, teils im Tiefenleben zu suchen. Ob dies für die beiden marinen Gattungen *Podon* und *Evadne* gültig ist oder nicht, mag dahingestellt bleiben, für die beiden übrigen, *Polyphemus* und *Bythotrephes*, muß die Ansicht bedeutend geändert werden. Die erstgenannte Gattung mit ihrer einzigen europäischen Art *P. pediculus* lebt zwar in südlichen Gegenden oft in ziemlich tiefem Wasser und in größern Seen, im Norden dagegen, wie in ganz Skandinavien, wo sie besonders gemein ist, und zwar viel gemeiner als im Süden, wie auch in vielen arktischen Gegenden, ist sie eine ausgesprochen litorale Art. Daß dies auch von *Bythotrephes* gilt, habe ich soeben gezeigt, und demzufolge glaube ich auch, daß sein Auge, nämlich in dem den verschiedenen Formen gemeinsamen Baue, nicht durch Anpassung an das Tiefenleben sich herausgebildet hat, sondern daß man seine Besonderheiten nur aus der Raubnatur der Tiere herleiten darf.

Es erübrigt mir nun zu zeigen, daß auch die als Anpassungen an das Tiefenleben gedeuteten Charaktere in der Raubnatur ihre Erklärung finden. Exner [16] hat auch gezeigt, wie die Reduktion des Pigments, die Miltz dem Tiefenleben zuschreibt wegen der dadurch ermöglichten Erhöhung der Lichtstärke, auch ein erhöhtes Vermögen, Bewegungen aufzufassen und Abstände zu beurteilen, bewirkt, was offenbar für ein Raubtier von der allergrößten Bedeutung ist. Daß das Raubleben überhaupt eine hervorragende Rolle bei der phyletischen Entwicklung der Art gespielt hat, steht außer Zweifel. Man braucht nur die zu kräftigen Greiforganen umgewandelten Beine des ersten Paares oberflächlich zu betrachten, um sich davon zu überzeugen. Es mag auch bemerkt werden, daß, wie Chun [8 p. 250 u. 255] gezeigt hat, das retinopigmentäre Auge bei *Bythotrephes* nicht nach denselben Prinzipen gebaut ist wie die iridopigmentären Augen der echten Tiefseeformen. Das Tier soll übrigens nicht in besonders großen Tiefen leben, nach Hofer [39] im Bodensee in 7—18 m Tiefe, nach Fuhrmann [22] in ungefähr derselben Tiefe, und nach Burckhardt [6] soll es im Sommer während des Tages im Vierwaldstätter-See hauptsächlich die Schicht 15—40 m beleben. Diese Tiefen stehen beträchtlich hinter denen zurück, die sich als erforderlich gezeigt haben, um die Augen der marinen Tiere zu Dunkelaugen umzubilden.

Wenn somit das jetzige Tiefenleben der Art den allgemeinen Bau des Auges nicht bewirkt haben kann, ist es doch möglich, das

es bei der südlichen Form diejenigen Eigentümlichkeiten hervorgerufen hat, welche sie von den nördlichen unterscheiden, da es ja für ein Tiefwassertier von Nutzen sein muß, lichtstarke Bilder im Auge zu erhalten. Bevor ich dies näher erörtere, wollen wir die Umstände betrachten, welche die übrigen Umbildungen der südlichen Form wahrscheinlich verursacht haben.

Daß diese in den tiefern Wasserschichten oder wenigstens nur in tiefen Seen lebt, obgleich die Art ursprünglich einer solchen Lebensweise für ihr Gedeihen nicht bedurfte, muß darauf beruhen, daß unter den im ganzen ungünstigen Lebensbedingungen, denen die Art im Süden ausgesetzt ist, die tiefern Wasserschichten oder die tiefen Seen den Bedürfnissen der Tiere am besten entsprechen, sei es, daß dies in den Temperaturverhältnissen, daß es in einem ähnlichen Vorkommen der ihre Nahrung ausmachenden Tiere oder endlich in anderen unbekannten Ursachen seinen Grund hat. Die südliche Form kämpft aber einen intensivern Kampf ums Dasein, und es ist meiner Meinung nach der hierdurch lebhafter gewordene Selektionsprozeß, der ihre Eigentümlichkeiten hervorgerufen hat. Es ist hierbei von Interesse, daß man für manche derselben ihren Vorteil für die Art nachweisen kann. In welcher Weise sie nützlich sind, kann freilich nicht immer mit Sicherheit entschieden werden. Die Verlängerung des Schwanzes muß das Schwebevermögen erhöhen, die Reduktion der rudimentären Facetten des Auges und der Börstchen der Beine ist vielleicht als Materialersparung nützlich, die Verlängerung der Beine des ersten Paares bewirkt eine Erhöhung des für ein Raubtier so bedeutungsvollen Greifvermögens, und die Vorteile der Reduktion des Augenpigmentes habe ich schon zuvor erwähnt. Daß indes alle diese Abänderungen nützlich sind, geht daraus hervor, daß sie ein Schritt weiter in derselben Richtung sind, die die ganze vorhergehende Entwicklung eingeschlagen hat, daß sie somit die Fortsetzung derjenigen Anpassungen bilden, welche im Laufe der langen Zeiten darauf hinzuwirken vermochten, die Art aus ihrer hypothetischen Urform herauszuarbeiten. Nicht alle Charaktere der südlichen Form sind aber nützlich. Die ungünstigen äußern Bedingungen haben natürlich auch einen hemmenden Einfluß ausgeübt, was aus der geringen Größe und der schwachen Fortpflanzungsintensität hervorgeht. In diesen Hinsichten ist es den Tieren offenbar unmöglich gewesen, sich auf der Höhe der ursprünglichen Kraft zu halten, und die durch diese letztere bedingten Vorteile mußten somit ihnen verloren gehen. Eine höhere Entwicklung wurde

möglich nur in denjenigen Fällen, wo, wie es scheint, ihr ein geringerer Materialaufwand entgegenkam.

Nach diesen Auseinandersetzungen können wir uns dem Auge wieder zuwenden. Wie eben erwähnt, ist es sehr möglich, daß die Veränderungen in der Pigmentierung bei der südlichen Form auf ihrem Tiefenleben beruhen. Dies braucht aber nicht angenommen zu werden, denn die Sache kann dem Gesagten zufolge sehr wohl darauf beruhen, daß die Veränderungen für die Art, vom Tiefenleben ganz abgesehen, nützlich gewesen sind. Es ist für diese Frage von Interesse, daß *B. cederströmi var. robusta* Lillj., welche der Lebensweise und der Verbreitung nach mit *B. longimanus var. arctica* übereinstimmt, in der Pigmentierung des Auges der südlichen Form der letztgenannten Art gleicht. Die Pigmentreduktion steht demnach mit dem Tiefenleben in keinem direkten Zusammenhang.

Wenn man nur die Schweizer Kolonien der südlichen Form ins Auge faßt, kann man nicht behaupten, die veränderten Lebensbedingungen seien derart, daß sie das Dasein der Form bedrohen. Wie oben erwähnt wurde, ist die Art in der Schweiz nicht selten, und einige Verfasser geben an, sie mache die Hauptnahrung des Blaufelchens aus. Mit Rücksicht hierauf und auf die morphologischen Verschiedenheiten scheint es also, als ob wir es mit der Herausbildung einer neuen Art zu tun hätten, welche eben gegenwärtig am lebhaftesten vor sich geht. Es ist interessant, auch das Vorkommen der Art in den mitteleuropäischen und südschwedischen Ebenen zum Vergleich heranzuziehen. Hier ist sie viel seltener als in der Schweiz, und es dürfte nicht zu kühn sein, zu behaupten, die Art sei hier einem langsamen Aussterben verfallen. Auch die lokale Isolierung, welche für das Entstehen einer neuen Art der ältern Betrachtungsweise zufolge erforderlich ist, scheint also durchgeführt werden zu können.

Die Variationen von *Bythotrephes longimanus* beleuchten somit in trefflichster Weise diejenige Theorie der Artbildung, welche von der neodarwinistischen Schule vertreten wird. Veränderte Existenzbedingungen haben durch Selektion Abänderungen hervorgerufen, diese sind zum großen Teil für die Art nützlich, und endlich kommt es zu einer lokalen Isolierung der am extremsten ausgebildeten Formen. Es ist gar nicht möglich, diese Variationen nur durch die Annahme einer innern, in der Natur des Organismus wurzelnden Entwicklungskraft zu erklären, die unabhängig von der Selektion tätig wäre. Denn warum ist in

diesem Falle die südliche Form weiter in derselben Richtung wie die nördlichen ausgebildet? Was, wenn nicht die Selektion, ist die Kraft, die die Entwicklung beschleunigt hat? Ebenso ist es klar, daß die geschilderte Artbildung nicht durch die von De Vries begründete Mutationstheorie erklärt werden kann, welche von einigen Forschern als für die ganze Pflanzen- und Tierwelt gültig angesehen wird.

Zum Schluß mögen einige Tatsachen Erwähnung finden, welche meine Auffassung von der geographischen Herkunft der Art bestätigen. Wie zuvor erwähnt wurde, bildet *B. cederströmi* in mehreren Hinsichten eine ähnliche Variationsreihe wie *B. longimanus*. In dem Vorkommen, der Lebensweise, der Größe, der Eierproduktion, im Bau des Schwanzes und der Beine finden sich dieselben Unterschiede zwischen den nördlichen und den südlichen Formen, und auch er scheint also dieselbe lokale Herkunft wie *B. longimanus* gehabt zu haben. Daß das Augenpigment bei seiner nördlichen Form eine beschränktere Ausbreitung als bei der nördlichen Form der letztgenannten Art besitzt, widerspricht dem Gesagten nicht, denn auch in andern Punkten, z. B. in der Länge des Schwanzes und der Größe der Schwanzkrallen, ist die Art weiter vorgeschritten auf demselben Wege, den die ganze Gattung in ihrer Entwicklung eingeschlagen hat. Auch *Polyphemus pediculus* ist, wie vorher erörtert wurde, eine nördliche Art. Mit diesem und den beiden *Bythotrephes*-Arten ist der Schwerpunkt der Süßwasserabteilung der artenarmen Familie *Polyphemidae* weit gegen Norden verlegt, und dies stimmt ja mit meiner Ansicht vom subarktischen Ursprunge des *B. longimanus* sehr wohl überein. Es dürfte sicher sein, daß die ganze Familie eine nördliche, wenn auch nicht gerade arktische oder subarktische Herkunft hat.

Kapitel 6.

Die Nachwirkungen der Eiszeit auf die gegenwärtige Fauna Nord- und Mittel-Europas.

Eigentlich ist die ganze vorhergehende tiergeographische und biologische Darstellung ihrem Hauptteile nach zur Eiszeit in Beziehung gestellt, indem teils die geographische Verbreitung der stenothermen Kaltwasserbewohner durch die Einwirkungen der Eiszeit erklärt wurde, teils die ursprüngliche Lebensweise der

arktischen oder subarktischen Arten näher geschildert und die biologischen Eigentümlichkeiten der glacialen Relicte in manchen Fällen als sekundäre Erwerbungen gedeutet wurden. Das vorliegende Kapitel ist daher eigentlich eine zusammenfassende Übersicht der einschlägigen vorhergehenden Darstellungen und will nur die Aufmerksamkeit noch einmal auf diese wichtige Frage lenken.

Daß die geographische Verbreitung der in den mitteleuropäischen Gewässern jetzt lebenden Entomostraken in inniger Beziehung zur Eiszeit steht, ist von verschiedenen Forschern betont worden und wurde auch im vorhergehenden mehrmals erörtert. In trefflicher Weise ist diese Frage von Zschokke [120, 121] diskutiert worden, und ich kann mich damit begnügen, auf die S. 73 ff. gelieferte Darstellung seiner Ansichten und die von mir gegebenen Ergänzungen zu derselben hinzuweisen.

Aber nicht nur in der jetzigen Verbreitung der stenothermen Kaltwasserbewohner kann man die Nachwirkungen der Eiszeit wahrnehmen. Sie äußern sich auch in einer jetzt stattfindenden Herausbildung neuer Arten, Varietäten und biologischer Rassen.

Um uns hiervon zu überzeugen, wollen wir einen Blick auf einige im vorhergehenden gelieferte Angaben werfen.

Wir sahen im vorigen Kapitel, daß von *Bythotrephes longimanus* die extremsten Formen, die südliche Form von *longimanus* s. str. und *var. arctica*, voneinander sehr beträchtlich abweichen und daß sich die Anfänge einer lokalen Isolierung der beiden Formen bereits zeigen. Mit andern Worten, die Art ist in einer jetzt stattfindenden, aber noch nicht vollendeten Spaltung in zwei Arten begriffen.

Es wurde auch S. 18 auf die Ähnlichkeiten zwischen der nordischen *Daphnia longispina var. abbreviata* und der schweizerischen *var. zschokkei* (Stingelin) hingewiesen. Obgleich ich nicht den strikten Beweis erbringen kann, daß die beiden Formen miteinander näher verwandt sind als mit den übrigen Formen der Art, scheint mir dies doch sehr möglich. Denn außer den Übereinstimmungen in Körperform und Farbe ist auch die Lebensweise eine ähnliche. Auch *var. zschokkei* ist nämlich ein ausgesprochener Kaltwasserbewohner, denn die Höhe, 2610 m, wo sie gefunden wurde, ist die höchste, in der eine Daphnie in der Schweiz überhaupt gefunden worden ist. Es scheint mir deshalb sehr möglich, daß die letztgenannte Form von *var. abbreviata* ausgegangen ist und daß sie

ihre specifischen Charaktere, die Bewehrung der Abdominalkrallen und die Richtung der Spina, erst nach der räumlichen Trennung von ihrer Urform ausgebildet hat. Die Varietät wurde von ihrem ersten Beschreiber als besondere Art angesehen, eine Ansicht, an der man sehr wohl festhalten kann, denn noch ist keine zu den übrigen Formen von *D. longispina* überleitende Form aufgefunden worden.

Es ist sehr möglich, daß wir auch in der Gattung *Bosmina* ein Beispiel einer jetzt stattfindenden Spaltung einer Art vor uns haben. Wesenberg-Lund [109, p. 174—175] hat nämlich in jüngster Zeit auf die große Ähnlichkeit zwischen *B. obtusirostris* und der in den Schweizer Alpen lebenden *B. coregoni* (im Sinne Burckhardt's) hingewiesen, und er äußert die Möglichkeit, die beiden bisher auseinandergehaltenen Arten seien eigentlich eine einzige. Schon vor dem Erscheinen der Arbeit Wesenberg-Lund's war mir diese Ähnlichkeit aufgefallen, und ich möchte glauben, daß der genannte Verfasser das Richtige getroffen hat, insofern die beiden Arten einen gemeinsamen Ursprung haben. Indessen hat meine Zeit nicht hingereicht, um eine eingehende Untersuchung vorzunehmen, möglicherweise werde ich sie später ausführen können, falls nicht der dänische Forscher damit schon angefangen hat. Ich will jedoch schon jetzt bemerken, daß die nordische *B. obtusirostris* nicht nur mit Burckhardt's *B. coregoni*, sondern auch mit seiner *B. longirostris* eine nahe Verwandtschaft aufweist, denn die Form und die Bewehrung der systematisch wichtigen Endkrallen des Postabdomens hält die Mitte zwischen beiden. Unter den nord-skandinavischen Formen kommen die Schweizer Bosminen der *var. lacustris* am nächsten.

Auch von *Diaptomus graciloides* beherbergen die mittel-europäischen Alpen (Ober-Italien) eine besondere Varietät *padana* Burckhardt [5, p. 646]. Ihr Verbreitungsbezirk und der der Hauptart sind durch eine breite Zone in Süd-Deutschland getrennt, in welcher sich weder diese noch jene findet. Auch ist wegen dieser lokalen Isolierung die Form als „scharf abgetrennte Varietät" aufzufassen. Nach Steuer [94] soll sie indes mit *D. vulgaris* Schmeil näher verwandt sein.

Ebenso ist *Diaptomus bacillifer* in den Alpen durch eine Varietät *alpina* (Imhof) und in der Tatra durch eine Varietät *montana* (Wierzejski) vertreten. Siehe hierüber Schmeil [87].

Den Einfluß der Eiszeit auf die soeben geschilderte Art- oder Varietätbildung muß man sich so vorstellen, daß die ursprüng-

liche arktisch-alpine Mischungsfauna der mitteleuropäischen Ebene beim Aufhören der Eiszeit auf zwei getrennte Gebiete verteilt wurde. Nachher hat die Fauna jedes Gebietes ihren eignen Weg eingeschlagen, und diese divergierende Entwicklung ist wohl sicher noch nicht abgeschlossen, sondern eher wohl erst in ihrem Anfange begriffen.

Allein nicht nur morphologisch charakterisierte Varietäten, sondern auch durch biologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnete Rassen wurden von den arktisch-alpinen Arten ausgebildet, je mehr sie als glaciale Relicte in Mittel-Europa den ursprünglichen arktischen Lebensbedingungen entzogen und neuen ausgesetzt wurden.

Diejenigen Forscher, die sich mit der Lebensweise der stenothermen Kaltwasserbewohner beschäftigt haben, haben immer die große Zähigkeit hervorgehoben, womit es diese Tiere verstanden, unter den veränderten Bedingungen milderer Gegenden ihre ursprünglichen Lebensgewohnheiten möglichst beizubehalten. So z. B. leben sie auch hier in möglichst kaltem Wasser, und die Verschiedenheiten, daß sie dadurch Winterlaicher statt Sommerlaicher, Tiefseebewohner statt litorale Tiere wurden usw., sind eigentlich nur scheinbar, denn sie sind ja eben der Ausdruck eines unveränderten physiologischen Bedürfnisses. Die neuen Eigenschaften, die durch die veränderten Lebensbedingungen hervorgerufen worden, sind indes wenigstens ebenso interessant.

Solche Eigenschaften, die ihre Besitzer als biologische Rassen kennzeichnen, habe ich schon zuvor besprochen. Dahin sind zu rechnen die auf Kosten der geschlechtlichen Fortpflanzung so sehr erhöhte parthenogenetische bei den ursprünglich stenotherm-glacialen Cladoceren, wie auch die bei *Diaptomus denticornis* und *D. laciniatus* eingetretene Ausbildung von Subitaneiern und die herabgesetzte Bedeutung der Dauereier. Ein anderer solcher Charakter ist die Verlangsamung der individuellen Entwicklung bei den genannten beiden Arten sowie *Cyclops scutifer* und *Diaptomus graciloides*. Eine ähnliche Veränderung der Fortpflanzungs- und Entwicklungsweise dürfte auch die südlichen Relictenkolonien anderer ursprünglich stenotherm-glacialer Centropagiden auszeichnen, wie *Diaptomus bacillifer* und die *Heterocope*-Arten.

Eine andere sekundär erworbene biologische Eigenschaft dürfte die Lichtscheu oder sog. „Leukophobie“ vieler eulimnetischen Entomo-

straken sein. Es ist bekanntlich eine durch vielfache Beobachtungen konstatierte Tatsache, daß diese Tiere in Mittel-Europa des Nachts in die oberflächlichen Wasserschichten hinaufsteigen, um des Tags wieder in die Tiefe zu wandern, und diese täglichen vertikalen Wanderungen werden nunmehr als der Ausdruck einer Lichtscheu angesehen. Brehm [3, p. 28] sagt davon: „Ich kann mich der Ansicht nicht verschließen, daß wir es bei dieser Leukophobie mit einer sekundären, durch Stenothermie hervorgerufenen Erscheinung zu tun haben." Dieser Ansicht, die indes der nötigen Tatsachenbasis noch ermangelt, will ich mich durchaus anschließen und kann sie durch eigne Beobachtungen bestätigen. Bei der Besprechung des Auftretens der eulimnetischen Arten habe ich gezeigt, daß in den nord-schwedischen Hochgebirgen die Plankton-Entomostraken keine Lichtscheu auszeichnet, denn fast alle leben hier häufig auch in kleinen und seichten Gewässern und alle ohne Ausnahme häufig an den Ufern der Seen und, soweit meine Beobachtungen reichen, auch an der Oberfläche. Die meisten von diesen Arten sind nun eben dieselben, welche im Süden die Lichtscheu aufweisen z. B.: *Holopedium gibberum*, *Daphnia longispina* (inkl. *hyalina* u. dgl.), *Bythotrephes longimanus*, *Cyclops strenuus*, *C. scutifer*, *Diaptomus laciniatus* und *Heterocope saliens*. Diese Arten sind weiterhin wegen ihrer geographischen Verbreitung und anderer, im vorhergehenden genauer erörterter Ursachen als ursprünglich stenotherm-glacial anzusehen, und die oben erwähnte Hypothese von Brehm wird daher durch unsere gegenwärtige Kenntnis der Lebensweise dieser Tiere in hohem Grade bestätigt.

Es hat sich also gezeigt, daß einige von denjenigen Eigenschaften, welche man als für die limnetischen Entomostraken am meisten charakteristisch angesehen hat, erst sekundär erworben sind, namentlich betreffs jener Arten, welche ursprünglich stenotherm-glacial gewesen sind. Was man bisher bei den biologischen Untersuchungen über die mittel-europäischen limnetischen Entomostraken gewonnen hat, ist meistens eigentlich die Feststellung einer Fülle von Tatsachen. Um aber zu einer Kenntnis von den Ursachen dieser Tatsachen zu gelangen, muß man in Zukunft dieselben Erscheinungen unter andern biologischen Bedingungen studieren. Insbesondere sind die arktischen Seen dazu geeignet, und vieles ist in dieser Hinsicht noch zu tun. Sicher ist, daß eine beträchtliche Zahl der mittel-europäischen limnetischen Arten ursprünglich nördlich sind, man mag sie in Mittel-Europa als glaciale Relicte bezeichnen oder

nicht. Nur wenn wir die ursprüngliche Lebensweise dieser Tiere kennen lernen, wie sie noch heute in den arktischen oder subarktischen Gegenden geführt wird, nur unter Berücksichtigung der phyletischen Entwicklung ihrer biologischen Eigentümlichkeiten können wir zu einem vollern Verständnis der Lebensweise der Kolonien in den temperierten Gegenden gelangen.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

Die äußern Existenzbedingungen der Tiere.

Die hydrographischen Verhältnisse können im ganzen als arktisch bezeichnet werden. Für die Seen beträgt die Dauer der eisfreien Zeit in der Birkenregion etwa $3^1/_2$—4 Monate, in den höhern Regionen ist sie kürzer, und die hochgelegensten Seen werden unter gewöhnlichen Verhältnissen niemals eisfrei. Die Wassertemperatur kann in Kleingewässern ziemlich hoch sein, in den Seen ist sie immer niedrig und geht in den allerkältesten nicht über + 4° C hinaus.

Zusammensetzung und Verteilung der Fauna.

Ich verweise hier auf die Tabelle S. 41—42 und auf die Darstellung S. 43 ff.

Tiergeographische Schlüsse.

Von der süd-schwedischen Fauna lebt nur eine Minderzahl von Arten in den Hochgebirgen, welche außerdem einige Arten oder Varietäten besitzen, die in Süd-Schweden ganz fehlen oder seltener sind. Sie sind als stenotherme Kaltwasserbewohner zu betrachten. Größer ist die Übereinstimmung mit der mittel-europäischen Hochgebirgsfauna. Der wichtigste Unterschied ist, daß diese einen schwächer ausgeprägten arktischen Charakter trägt, was besonders von den Alpen, weniger von der Hohen Tatra gilt. Im ganzen nehmen die skandinavischen Hochgebirge eine Mittelstellung ein zwischen den übrigen arktischen Gebieten und den mittel-europäischen Hochgebirgen. Mit den erstgenannten zeigen sie die größte Ver-

wandtschaft, und ihre Entomostrakenfauna muß als arktisch bezeichnet werden.

Wegen der nahen faunistischen Übereinstimmung der mitteleuropäischen Hochgebirge mit den arktischen Gebieten, wozu auch die skandinavischen Hochgebirge zu rechnen sind, müssen alle diese Gebiete zu einer Region, welche als eine boreo-subglaciale bezeichnet werden kann, zusammengestellt und der übrigen nördlichen temperierten Zone gegenübergestellt werden. Zu dieser Region müssen gezählt werden teils die arktischen Gegenden, teils diejenigen Hochgebirge der nördlichen temperierten Zone mit arktischem Klima, welche ehemals (während der Eiszeit) in enger Verbindung mit der damals nach Süden vorgerückten arktischen Fauna standen und von ihr einen großen Teil ihrer jetzigen Fauna erhielten.

Bezüglich der biologisch-tiergeographischen Einteilung der nord- und mittel-europäischen Fauna verweise ich auf die Darstellung S. 72 ff.

Die Entomostraken lassen sich für tiergeographische Schlüsse viel besser verwerten, als es einige Forscher behauptet haben, nur muß dabei notwendig die Biologie der Tiere berücksichtigt werden.

Die cyklische Fortpflanzung der Cladoceren.

Arten, die in der mittel-europäischen Ebene teils polycyclisch, teils monocyclisch, teils acyclisch sind, steigen bis in die höchsten Gegenden hinauf, und zwar sind sie hier alle monocyclisch. Bei den hochgelegensten Kolonien einiger Arten kann der ganze Fortpflanzungscyclus binnen $1^1/_4$—$1^3/_4$ Monaten abgeschlossen sein, und in solchen Fällen besteht nur die erste Generation aus parthenogenetischen Weibchen, d. h. der Cyclus ist so sehr abgekürzt, wie es unter Beibehaltung der parthenogenetischen Fortpflanzung überhaupt möglich ist.

Polyphemus pediculus und *Bythotrephes longimanus var. arctica* haben ebenfalls nur eine einzige parthenogenetische Generation. Sie verwenden für ihre Kolonieentwicklung nur etwa die erste Hälfte des Sommers, dann sterben die Jahreskolonien ab. Dies läßt sich nur als eine primäre Fortpflanzungsweise deuten, aus der der längere Cyclusverlauf der südlichen Kolonien sekundär entstanden ist.

Die Fortpflanzung und der Generationsverlauf der Copepoden.

Diaptomus laciniatus, denticornis, laticeps und *graciloides* besitzen Dauereier, und zwar sind diese bei den drei erstgenannten die einzig vorhandenen Eier, bei der letztgenannten Art kommen auch Subitaneier vor. Die in südlichen Kolonien von *D. denticornis* und *laciniatus* beobachteten Subitaneier sind eine sekundäre Erwerbung. Sämtliche genannte Arten und *Cyclops scutifer* legen die individuelle Entwicklung bis zur Eierproduktion binnen etwas mehr als 2 Monaten oder noch kürzerer Zeit zurück, während die südlichen Kolonien derselben Arten einer mehrfach längern Zeit dazu bedürfen. Dieses schnellere Wachstum bei den nördlichen Kolonien ist als ein primärer Zustand zu betrachten.

Das Auftreten der eulimnetischen Arten.

Sämtliche Arten und Formen, welche die pelagische Region der Seen bewohnen, kommen in den nord-schwedischen Hochgebirgen in ebenso großer Zahl auch unmittelbar an den Ufern vor, und es gibt auch keinen Unterschied zwischen dem eigentlichen Seeplankton und dem sog. Teichplankton. Sogar in den kleinsten Weihern und Tümpeln leben viele im Süden nur limnetische Arten.

Die Variation.

Die Temporalvariation ist, wo sie vorkommt, nicht so ausgeprägt wie in temperierten Gegenden, und zwar sind es die Winter- und Frühlingsformen der letztgenannten Gegenden, die in den Hochgebirgen während des Sommers leben. Die lokale Variation ist auch ziemlich gering, was darauf beruhen muß, daß die verschiedenen Kolonien wegen der regelmäßigen Ausbildung von Dauereiern in gegenseitiger Verbindung stehen.

Die Systematik der europäischen Daphnien mit Pigmentfleck und ohne Nebenkamm.

Die von BURCKHARDT und LILLJEBORG auf die beiden Arten *Daphnia longispina* und *hyalina* verteilten Formen müssen zu einer Art, *D. longispina*, vereinigt werden. Dies deshalb, weil die als *D. hyalina* bezeichneten Formen aus der alten *D. longispina* diphyletisch sich entwickelt haben und deshalb keine einheitliche Gruppe

bilden. Die in den nord-schwedischen Hochgebirgen lebenden Formen der *galeata*-Reihe sind unter Anpassung an die limnetische Lebensweise aus Formen entstanden, welche sich zunächst als Kaltwasserformen differenziert hatten. Ihre Herkunft ist demnach eine arktische.

Polyphemus pediculus ist eine ursprünglich arktische oder subarktische Art.

Die Naturgeschichte von *Bythotrephes longimanus*.

Im Bau des Auges sowie auch in andern morphologischen und biologischen Hinsichten ist die nördliche *var. arctica* die ursprünglichste Form der Art, und aus ihr ist die als Hauptart bezeichnete Form später entstanden. Die Lebensweise der letztgenannten in den tiefern Wasserschichten hat sich erst sekundär herausgebildet, demgemäß ist die eigentümliche Ausbildung des *Bythotrephes*-Auges nicht durch das Tiefenleben hervorgerufen, sondern einzig durch die räuberische Lebensweise. Die Art dürfte gegenwärtig in einer Spaltung in zwei Arten, eine nördliche und eine südliche, begriffen sein. Die Umbildungen der südlichen Form lassen sich nur unter Annahme des Selektionsprozesses als mitwirkenden Faktors bei der Artbildung verstehen.

Die Nachwirkungen der Eiszeit auf die gegenwärtige Fauna Nord- und Mittel-Europas.

Durch die am Schluß der Eiszeit eintretende Verteilung der in Mittel-Europa lebenden arktisch-alpinen Mischfauna auf zwei Gebiete, ein nördlich-arktisches und ein südlich-alpines, ist nicht nur die gegenwärtige Verbreitung der stenothermen Kaltwasserbewohner bewirkt worden, sondern nach dieser Isolierung vom nördlichen Hauptteile der Fauna haben die südlich-alpine Fauna und die relicten Kolonien Mittel-Europas auch ihren eignen Entwicklungsweg eingeschlagen. Dies hat zu einer gegenwärtig stattfindenden Ausbildung teils von morphologisch charakterisierten neuen Arten oder Varietäten, teils auch von biologisch gekennzeichneten Rassen geführt.

Literaturverzeichnis.

1. AHLENIUS, K., Beiträge zur Kenntnis der Seenkettenregion in Schwedisch-Lappland, in: Bull. geol. Inst. Upsala, 1900.
2. BRANDT, A., Von den armenischen Alpenseen, in: Zool. Anz., V. 2 u. 3, 1879 u. 1880.
3. BREHM, V., Zusammensetzung, Verteilung und Periodicität des Zooplanktons im Achensee, in: Zeitschr. Ferdinandeum, (3), Heft 46, Innsbruck 1902.
4. — u. ZEDERBAUER, E., Untersuchungen über das Plankton des Erlaufsees, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1902.
5. BURCKHARDT, G., Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der Schweiz und ihrer Grenzgebiete, in: Rev. Suisse Zool., V. 7, 1899.
6. —, Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldtstättersees, in: Mitteil. naturf. Ges. Luzern, Heft 3, 1900.
7. CAJANDER, A. H., Bidrag till kännedomen om sydvestra Finlands krustacéer, in: Notis. Sällsk. Fauna Flora Fennica, V. 10, 1868.
8. CHUN, C., Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen, in: Bibl. Zool., V. 7, Heft 19, 1896.
9. CLAUS, C., Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., V. 37, 1877.
10. —, Über die Wiederbelebung im Schlamm eingetrockneter Copepoden und Copepodeneier, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 11, 1895.
11. CRONVALL, Isförhållandena i Sverige under vintrarna 1871—72, och 1872—73, Upsala 1875.
12. DADAY, E. VON, Branchipus paludosus MÜLL. O. FR. in der ungarischen Fauna, in: Termesz. Füzetek, V. 13, 1890.
13. —, Übersicht der Diaptomus-Arten Ungarns, ibid., 1890.

14. VAN DOUWE, C., Zur Kenntniss der Süsswasser-Harpacticiden Deutschlands, in: Zool. Jahrb., V. 18, Syst., 1903.

15. EKMAN, S., Beiträge zur Kenntnis der Phyllopodenfamilie Polyartemiidae, in: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl., V. 28, afd. 4, 1902.

16. EXNER, S., Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Wien 1891.

17. FISCHER, S., in: VON MIDDENDORFF, Sibirische Reise, V. 2, Zool., 1851.

18. FOREL, F. A., Handbuch der Seenkunde, Stuttgart 1901.

19. FRITSCH, A., Ueber Schmuckfarben einiger Süsswasser-Crustaceen, in: Bull. internat. Acad. Sc. Prague, 1895.

20. — u. VAVRA, V., Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens, IV. Die Thierwelt des Unterpočernitzer- und Gatterschlager Teiches, in: Arch. naturw. Landesdurchforsch. Böhmen, V. 9, 1894.

21. FUHRMANN, O., Recherches sur la faune des lacs alpins du Tessin, in: Rev. Suisse Zool., V. 4, 1897.

22. —, Beitrag zur Biologie des Neuenburger Sees, in: Biol. Ctrbl., V. 20, 1900.

23. GREELY, Three years of arctic service, 1886.

24. DE GUERNE, J., et J. RICHARD, Revision des Calanides d'eau douce, in: Mém. Soc. zool. France, V. 2, 1889.

25. —, La distribution géographique des Calanides d'eau douce, in: Assoc. franç. avanc. Sc., Congrès de Paris 1889.

26. —, Sur la faune des eaux douces du Groenland, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 108, 1889.

27. —, Documents nouveaux sur la distribution géographique des Calanides d'eau douce, in: Assoc. franç. Avanc. Sc., Congrès de Marseille 1891.

28. —, Entomostracés recueillis par M. CH. RABOT en Russie et en Sibérie, in: Bull. Soc. zool. France, V. 16, 1891.

29a. —, Voyage de M. CH. RABOT en Islande. Sur la faune des eaux douces, ibid., V. 17, 1892. Derselbe Inhalt wie in folgender Abhandlung:

29b. —, Sur la faune des eaux douces de l'Islande, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 114, 1892.

30. —, Sur la faune pélagique de quelques lacs des Hautes Pyrénées, in: Assoc. franç. Avanc. Sc., Congrès de Pau 1892.

31. HARTWIG, W., Zur Verbreitung der niederen Crustaceen in der Provinz Brandenburg, in: Forschungsber. biol. Stat. Plön, V. 5, 1897.

32. —, Die freilebenden Copepoden der Provinz Brandenburg, ibid., V. 8, 1901.

33. HÄCKER, V., Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., V. 8, 1894.

34. —, Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees, ibid., V. 12, 1902.

35. —, Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 37, (N. F., V. 30), 1903.

36. HELLICH, B., Die Cladoceren Böhmens, in: Arch. naturw. Landesdurchforsch. Böhmen, V. 3, 1877.

37. HILDEBRANDSON, H. H., Isförhållandena i Sverige under vintren 1870—71, in: Upsala Univ. Årsskrift 1872.

38. — u. C. A. RUNDLUND, Prise et débâcle des lacs en Suède Automne 1871—Printemps 1877, in: Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsaliensis, V. 10, 1878.

39. HOFER, B., Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee,in: Schr. Ver. Gesch. Bodensee, Heft 28, 1899.

40. LEYDIG, F., Naturgeschichte der Daphnoiden, Tübingen 1860.

41. LILLJEBORG, W., Synopsis crustaceorum suecicorum ordininis branchiopodorum et subordinis phyllopodorum, in: Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsaliensis, (3), 1877.

42. —, Beskrifning öfver två arter Crustacéer af ordningarna Ostracoda och Copepoda, in: Öfvers. Vet. Akad. Förhandl., V. 19, 1862.

43. —, On the Entomostracą collected by Mr. L. STEJNEGER, on Bering Island, 1882—83. Contributions to the natural history of the Commander Islands, No. 9, in: Proc. U. S. nation. Mus. 1887.

44. —, Déscription de deux espèces de Diaptomus du Nord de l'Europe, in: Bull. Soc. zool. France, V. 13, 1888.

45. —, Cladocera Sueciae, in: Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsaliensis, (3), 1899.

46. —, Entomostraceen während der schwedischen wissenschaftlichen Expedition der Jahre 1868, 1898 und 1899 auf der Bäreninsel eingesammelt, in: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl., V. 26, afd. 4, 1900.

47. —, Synopsis specierum huc usque in Suecia observatarum generis Cyclopis (latein und schwedisch), in: Svenska Vet. Akad. Handl., V. 35, No. 4, 1901.

48. —, Synopsis specierum huc usque in aquis dulcibus Sueciae observatarum familiae Harpacticidarum (latein und schwedisch), ibid., V. 36, No. 1, 1902.

49. —, Tres species novae generis Canthocampti e Nowaja Semlja et Sibiria boreali (latein und schwedisch), in: Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., V. 28, afd. 4, 1902.

50. LINKO, A., Beitrag zur Kenntnis der Phyllopodenfauna des europäischen Russland, in: Verh. naturf. Ges. St. Petersburg, V. 31, Heft 4, 1901.

51. Lorenzi, A., La fauna dei laghi del Frioli, in: In Alto, coronaca Soc. alp. Friul. anno 7. 1896.

52. Matile, P., Die Cladoceren der Umgegend von Moskau, in: Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, 1890.

53. Miltz, O., Das Auge der Polyphemiden, in: Bibl. Zool., V. 11, Heft 28, 1899.

54. Möbius, C., Systematische Darstellung der Thiere des Plankton, gewonnen in der westlichen Ostsee, in: 5. Ber. Kommiss. wiss. Unters. deutscher Meere, Kiel 1887.

55. Mrázek, A., Beitrag zur Kenntnis der Harpacticidenfauna des Süsswassers, in: Zool. Jahrb., V. 7, Syst., 1893.

56. Müller, P. E., Danmarks Cladocera, in: Naturhist. Tidskr. (3), V. 5, 1867.

57. Murdoch, J., Seven new species of Crustacea and one Worm from Arctic Alaska, in: Proc. U. S. nation. Mus., V. 7, p. 518, 1884.

58. Nathorst, A. G., Ueber den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntniss von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen, in: Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., V. 17, afd. 3, 1892.

59. Nordqvist, O., Bidrag till kännedomen om crustacéfaunan i några of mellersta Finlands sjöar, in: Acta Soc. Fauna Flora Fennica, V. 3, No. 2, 1886.

60. —, Die Calaniden Finlands, in: Bidr. Känned. Finlands Nat. Folk, Heft 47, 1888.

61. Norman u. Brady, A monograph of the British Entomostraca, in: Nat. Hist. Trans. Northumberland Durham, V. 1, 1867.

62. Packard, jr., A. S., A monograph of the north american Phyllopod Crustacea, in: Geol. geogr. Survey Territories, 12. annual Report. Washington 1883.

63. Poppe, S. A., Bemerkungen zu R. Landenburger's: „Zur Fauna des Mansfelder Sees", in: Zool. Anz., V. 7, 1884.

64. Richard, J., Notes sur les pèches effectuées par M. Ch. Rabot dans les lacs Enara, Imandra et dans le Kolozero, in: Bull. Soc. zool. France, V. 14, 1889.

65. —, Revision des Cladocères, 1. partie, in: Ann. Sc. nat. (7), V. 18, 1894.

66. —, Revision des Cladocères, 2. partie, ibid., (8), V. 2, 1896.

67. —, Sur la faune de quelques lacs élevés du Caucase d'après les récoltes de M. Kavraisky, in: Bull. Soc. zool. France, V. 21, 1896.

68. —, Entomostracés recueillis par M. Ch. Rabot à Jan Mayen et au Spitzberg, ibid., V. 22, 1897.

69. —, Sur la faune des eaux douces explorées en 1898 pendant la campagne du Yacht Princesse-Alice (Lofoten, Spitzberg, Iles Beeren, Hope, de Barents et Faeroer), in: Mém. Soc. zool. France, 1898.

70. SARS, G. O., Om de i Omegnen of Christiania forekommende Cladocerer, in: Forh. Vid. Selsk. Christiania, 1861.

71. —, Do 2. bidrag, ibid., 1861.

72. —, Oversigt af den indenlandske Ferskvandscopepoder, ibid., 1862.

73. —, Om en i Sommeren 1862 foretagen zoologisk Reise i Christiania og Trondhjems Stifter, in: Nyt Mag. Naturvid., V. 16, 1863.

74. —, Beretning om en i Sommeren 1863 foretagen zoologisk Reise i Christiania Stift., ibid., 1873.

75. —, Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos Leptodora, in: Forh. Vid. Selsk. Christiania, 1873.

76. —, Bemærkninger om de til Norges Fauna hörende Phyllopoder, ibid., 1873.

77. —, Oversigt af Norges Crustaceer II. Branchiopoda — Ostracoda — Cirripedia, ibid., 1890.

78. —, Fauna Norvegiae. I. Phyllocarida and Phyllopoda. Christiania 1896.

79. —, The Phyllopoda of the Jana-Expedition, in: Ann. Mus. zool. Acad. St. Pétersbourg, 1897.

80. —, The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana-Expedition, ibid., 1898.

81. —, On the Crustacean Fauna of Central Asia, I. Amphipoda and Phyllopoda, ibid., 1901.

82. SCHMEIL, O., Beiträge zur Kenntniss der Süsswassercopepoden mit besonderer Berücksichtigung der Cyclopiden, Halle 1891.

83. —, Deutschlands freilebende Süsswassercopepoden, Teil 1, Cyclopidae, in: Bibl. Zool., Heft 11, 1892.

84. —, do., Teil 2, Harpacticidae, ibid., Heft 15, 1893.

85. —, do., Teil 3, Centropagidae, ibid., Heft 21, 1896.

86. —, do., Nachtrag, ibid., Heft 21, Nachtrag, 1898.

87. —, Copepoden des Rhätikon-Gebirges, in: Abh. naturf. Ges. Halle, V. 19, 1893.

88. SCOTT, TH., Report on the marine and freshwater Crustacea from Franz-Josef Land, collected by Mr. W. S. BRUCE, of the Jackson-Harmsworth Expedition, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., V. 27, 1899.

89. —, Notes on some fresh and brackish water Entomostraca found in Aberdeenshire, in: Ann. Scott. nat. Hist., 1901.

90. STENROOS, K. E., Die Cladoceren der Umgebung von Helsingfors, in: Acta Soc. Fauna Flora Fennica, V. 11, 1895.

91. —, Das Thierleben im Nurmijärvi-See, ibid., V. 17, 1898.

92. STEENSTRUP, J., Mammuthjäger-Stationen ved Predmost, in: Dansk. Vid. Selsk. Overs. 1888.

93. STEUER, A., Die Entomostraken der Plitvicer Seen und des Blata-Sees (Kroatien), in: Ann. naturh. Hofmus. Wien, V. 13, 1899.

94. Steuer, A., Die Diaptomiden des Balkan, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss des Diaptomus vulgaris Schmeil, in: SB. Akad. Wiss. Wien, mathem.-nat. Cl., V. 109, 1900.

95. —, Die Entomostrakenfauna der „alten Donau" bei Wien. Eine ethologische Studie. Mit einem Anhang: Zur Frage über Ursprung und Verbreitung der Entomostrakenfauna des Süsswassers, in: Zool. Jahrb., V. 15, Syst., 1902.

96. Stingelin, Th., Zwei neue Cladoceren (Daphnia zschokkei und Daphnia helvetica) aus dem Gebiete des grossen St. Bernhard, in: Verh. naturf. Ges. Basel, V. 11, 1894.

97. —, Ueber zwei neue Daphnien aus dem schweizerischen Hochgebirge, in: Zool. Anz., 1894, p. 378.

98. —, Die Cladoceren der Umgebung von Basel, in: Rev. Suisse Zool., V. 3, 1895.

99. Vanhöffen, E., Die Fauna und Flora Grönlands, in: Grönland-Expedition d. Ges. f. Erdkunde Berlin 1891—93 unter Leitung von E. v. Drygalski, V. 2, 1897.

100. Wahlberg, V., Notiser om djup och temperaturförhållanden i några lappmarkssjöar, in: Svensk Fiskeritidskrift, 1894.

101. Weismann, A., Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Lillj., in: Z. wiss. Zool., V. 24, 1874.

102. —, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. II. Die Eibildung bei den Daphnoiden, ibid., V. 28, 1878.

103. —, do. IV. Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern, ibid., V. 28, 1878.

104. —, do. V. Ueber die Schmuckfarben der Daphnoiden, ibid., V. 30, Suppl., 1880.

105. —, do. VII. Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden, ibid., V. 33, 1883.

106. Wesenberg-Lund, C., Grønlands Ferskvandsentomostraea. I. Phyllopoda branchiopoda et Cladocera, in: Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. Kjøbenhavn 1894.

107. —, Biologiske Undersögelser over Ferskvandsorganismer, ibid., 1895.

108. —, Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süsswassers, in: Biol. Ctrbl., V. 20, 1900.

109. —, Studier over de danske Søers Plankton (Specielle Del). Kjøbenhavn 1904.

110. Wierzejski, A., Materyjali do fauny jezior Tatrzanskich., in: Spraw. Kom. fiziogr. Akad. Krakowie, V. 16, 1882.

111. —, Uebersicht der Crustaceenfauna Galiziens, in: Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1895.

112. Wolf, E., Dauereier und Ruhezustände bei Kopepoden, in: Zool. Anz., V. 27, 1903.

113. ZACHARIAS, O., Zur Kenntniss der Fauna der süssen und salzigen Seen bei Halle a. S., in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.

114. —, Untersuchungen über das Plankton der Teichgewässer, in: Forschungsber. biol. Stat. Plön, V. 6, 1898.

115. —, Ueber einige interessante Funde im Plankton sächsischer Fischteiche, in: Biol. Ctrbl., V. 18, 1898.

116. —, Zur Kenntniss des Planktons sächsischer Fischteiche, in: Forschungsber. biol. Stat. Plön, V. 7, 1899.

117. ZADDACH, E. G., Holopedium gibberum, ein neues Crustaceon aus der Familie der Branchiopoden, in: Arch. Naturg., V. 21, 1855.

118. ZOGRAF, N., Essai d'explication de l'origine de la faune des lacs de la Russie d'Europe, in: CR. 3. Congrès intern. Zool. (Leyde 1895), Leyde 1896.

119. ZSCHOKKE, F., Die Fortpflanzungsthätigkeit der Cladoceren der Hochgebirgsseen, in: Festschr. 70. Geburtst. LEUCKART, Leipzig 1892.

120. —, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, in: Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturw., V. 37, 1900.

121. —, Die Tierwelt der Schweiz in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Basel 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1. *Canthocamptus arcticus* Lillj. ♀. Letztes Abdominalsegment und Furca.

Fig. 2. *Canthocamptus cuspidatus* Schmeil. ♀. Äußerer Ast des 4. Fußes.

Fig. 3. *Canthocamptus schmeili* Mrazek *var. lapponica n. var.* ♀. Hinterteil des Abdomens von der Dorsalseite. 190 : 1.

Fig. 4. *Canthocamptus schmeili* Mrazek *var. lapponica.* ♀. 1. Antenne.

Fig. 5. „ „ „ „ ♀. 2. Antenne.

Fig. 6. „ „ „ „ ♀. 1. Fuß.

Fig. 7. „ „ „ „ ♀. 2. Fuß.

Fig. 8. „ „ „ „ ♀. 3. Fuß.

Fig. 9. „ „ „ „ ♀. 4. Fuß.

Fig. 10. „ „ „ „ ♀. 5. Fuß.

Fig. 11. „ „ „ „ ♂. 5.—7. Segment mit 5. Fuß.

Fig. 12. „ „ „ „ ♂. 1. Antenne.

Fig. 13. „ „ „ „ ♂. 2. Fuß.

Fig. 14. „ „ „ „ ♂. 3. Fuß.

Fig. 15. „ „ „ „ ♂. 4. Fuß.

Tafel 2.

Fig. 16. *Bythotrephes longimanus* Leydig *var. arctica* Lillj. Medianschnitt durch das Auge. *Fr* Frontauge. *V* Ventralauge. *rk* rudimentäre Krystallkegel. 125 : 1.

Fig. 17. *Bythothrephes longimanus* Leydig *var. arctica* Lillj. Teil eines Medianschnittes durch die Grenze zwischen dem pigmentierten und dem pigmentlosen Teile des Frontauges. *k* Basalteil des Krystallkegels. *rh* Rhabdom. *r* Rhetinulazelle. *s* Stützzelle. 385 : 1.

Fig. 18. *Bythotrephes longimanus* Leydig s. str. aus dem Genfer See. Medianschnitt durch das Auge. 190 : 1. Nach Miltz, etwas vereinfacht.

Fig. 19. *Bythotrephes longimanus* Leydig s. str. aus dem Genfer See. Teil eines Facettengliedes aus dem Frontauge, die Grenze zwischen dem pigmentierten und dem pigmentlosen Teile darstellend. Nach Miltz. 500 : 1.

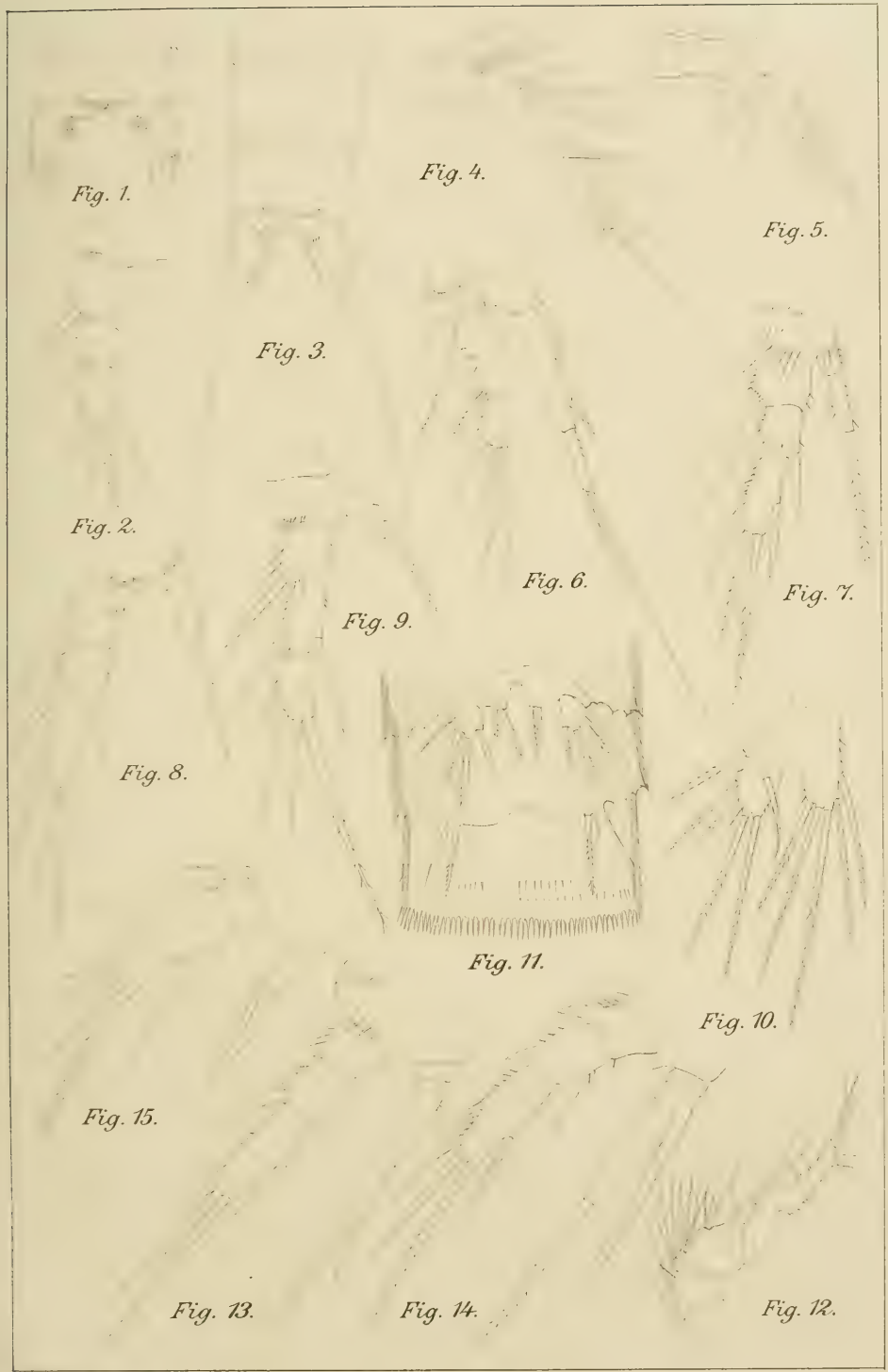

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 9.

Fig. 8.

Fig. 11.

Fig. 10.

Fig. 15.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 12.

Ekman gez

Verlag v. **Gustav Fischer**, Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

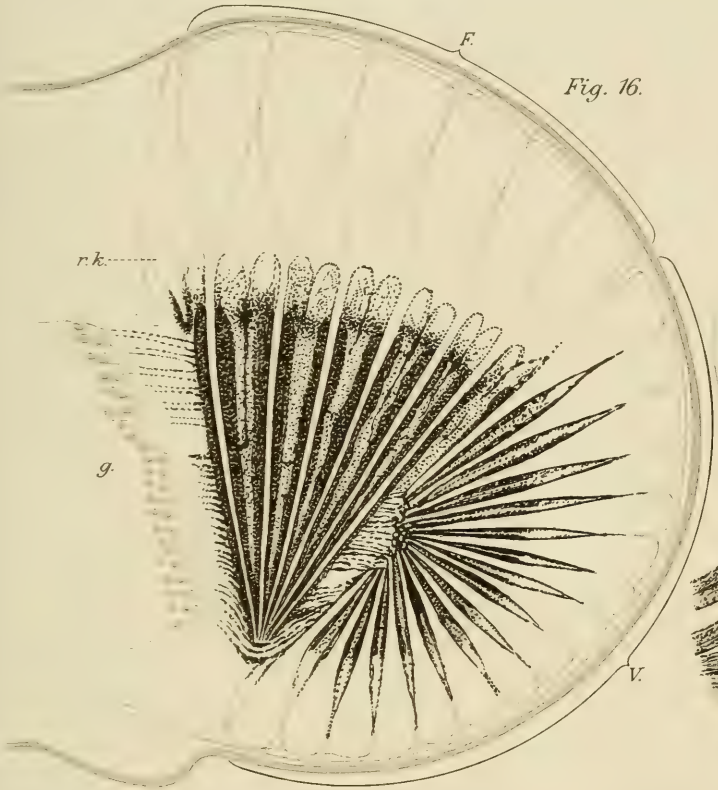

Fig. 16.

Fig. 19.

Fig. 18.

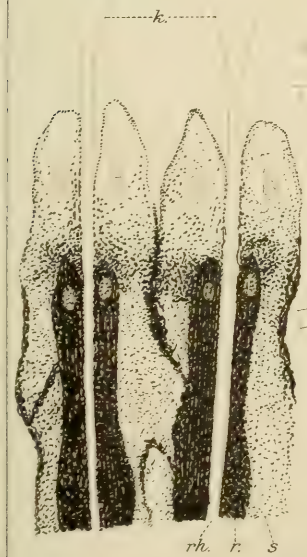

Fig. 17.

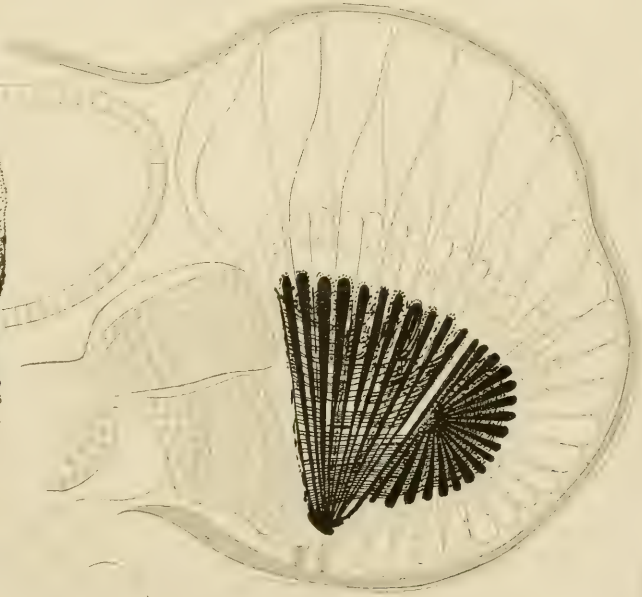

Fig. 16 u. 17 Ekman gez.
Fig. 18 u. 19 nach O. Mitz

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

[illegible]

QL
441.4
S8E36
1904
INV. ZOOL.

Ekman, S. 1904 Cladoceren und freilebenden

Copepoden aus Ägypten und dem Sudan. In: Jägerskiöld, A.L.K.E. (ed.). Results of the Swedisl zoological expedition to Egypt and the White Nile, 1901. 26:1-18, figs. 1-11.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00654 6246